# Kugelspinnen – eine Einführung (Araneae, Theridiidae)

B. KNOFLACH & K. PFALLER

**Abstract:** **Comb-footed spiders – an introduction (Araneae, Theridiidae).** Comb-footed spiders represent a comprehensive, derived and successful orbicularian spider family. They fascinate by a wide spectrum of morphological and biological traits. The present paper gives an overview on their morphology and behaviour, with emphasis on the European species.

**Key words:** Theridiidae, morphological characterisation, behaviour.

Einleitung . . . . . . . . . . 111
Morphologische Charakterisierung . . . 115
  Körpergröße . . . . . . . . . . 115
  Färbung, Zeichnung . . . . . . . . . . 115
  Prosoma . . . . . . . . . . 117
  Augen . . . . . . . . . . 123
  Cheliceren . . . . . . . . . . 123
  Labium . . . . . . . . . . 123
  Sternum . . . . . . . . . . 123
  Weiblicher Palpus . . . . . . . . . . 123
  Beine . . . . . . . . . . 127
  Borstenkamm . . . . . . . . . . 127
  Stridulationsorgan . . . . . . . . . . 127
  Abdomen . . . . . . . . . . 129
  Epiandrische Drüsen . . . . . . . . . . 130
  Spinnwarzen . . . . . . . . . . 132
  Genitalorgane . . . . . . . . . . 135
  Diagnose . . . . . . . . . . 143
Biologie . . . . . . . . . . 145
  Netze . . . . . . . . . . 145
  Beutefang und Beute . . . . . . . . . . 147
  Giftigkeit . . . . . . . . . . 148
  Kokon und Brutfürsorge . . . . . . . . . . 149
  Parasiten, Feinde . . . . . . . . . . 152
  Abwehrverhalten . . . . . . . . . . 153
  Verbreitung . . . . . . . . . . 154
Dank . . . . . . . . . . 155
Literatur . . . . . . . . . . 155

## Einleitung

Der Name Theridiidae geht auf das altgriechische *Theridion* zurück und bedeutet kleine Bestie. So wurde die Typusgattung auch als Wildspinne bezeichnet (MENGE 1868: 164). Kugelspinnen (oder Haubennetzspinnen) faszinieren durch enorme Vielgestaltigkeit hinsichtlich Färbung, Habitus, Genitalmorphologie und Biologie. Die deutschen Namen weisen auf das kugelförmige Abdomen vieler Arten bzw. auf die Form des Schlupfwinkels hin (WIEHLE 1937). Als charakteristisches Familienmerkmal gilt der Borstenkamm an den vierten Tarsen, der in der englischen Bezeichnung „comb-footed spiders" verankert ist. Mit seiner Hilfe bewerfen sie die Beute mit Leimfäden. Die Leimtropfen werden von besonderen Spinndrüsen, den Glandulae aggregatae, produziert. Auf diese Weise sind Theridiidae in der Lage, verhältnismäßig große und wehrhafte Beutetiere, u.a. Ameisen, zu überwältigen. Kugelspinnen sind wegen ihres Giftes auch für den Menschen von Bedeutung. Die berüchtigten „Schwarzen Witwen" (Gattung *Latrodectus*, Abb. 1a–f, 28d, 29d) waren schon in der Antike gefürchtet und sind schon bei ARISTOTELES erwähnt (KOBERT 1901; DAHL 1926; HABERMEHL 1994). In Amerika, Afrika und Australien verhalten sie sich zunehmend synanthrop. Manche Arten breiten sich über Verkehr und Handel aus. So haben *Latrodectus geo-*

a b c d e f

**Abb. 1a–f**: Die „Schwarzen Witwen" – prominenteste Vertreter der Theridiidae. **a**: *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi), ♀ am Kokon (Kroatien, Rovinj, Juli 1993). **b**: Idem, ventral. Die charakteristische Sanduhrzeichnung ist unterbrochen. **c, d**: *L. geometricus* C.L. Koch, ♀, „Braune Witwe", ventral, mit Sanduhrzeichnung (d) (c Jemen, Wadi Warazan, Aug.1999; d Socotra, Okt. 2000). **e**: *L renivulvatus* Dahl, ♀ subadult, mit Zeichnung (Jemen, Sana'a, Okt. 1998). **f**: *L. dahli* Levi, ♀ adult, Zeichnung weitgehend verschwunden (Jemen, Socotra Okt. 2000). Für die Gattung charakteristisch: Seitenaugen deutlich getrennt (c, f). Exemplare von Jemen leg. A. van Harten.

*metricus* C.L. KOCH und die australische *L. hasselti* THORELL adventiv als Neuankömmlinge Japan erreicht (ONO 1995 und pers. Mitt.). Kugelspinnen stellen einen beträchtlichen Anteil der synanthropen Spinnen (THALER & KNOFLACH 1995).

Brutpflege und Sozialverhalten sind bei manchen Arten weit entwickelt. Die mitteleuropäischen Vertreter *Theridion impressum* L. KOCH und *T. sisyphium* (CLERCK) gehören zu den periodisch-sozialen Spinnen mit Mund-zu-Mund-Fütterung durch Regurgitation (KULLMANN 1974). In den Tropen finden sich auch zeitlebens soziale Arten, deren gemeinschaftliches Netz enorme Dimensionen erreicht und Bäume überziehen kann (*Achaearanea wau* LEVI, LUBIN & ROBINSON, insbesondere *Anelosimus eximius* (KEYSERLING) u.a.). Mehr als ein Drittel der weltweit etwa 20 permanent sozialen Spinnen sind Kugelspinnen (AVILÉS 1997; AGNARSSON 2002). Andere Arten leben als Kleptoparasiten in Netzen anderer Spinnen und stehlen deren Beute, wie die im Mittelmeerraum weit verbreitete Diebsspinne *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER) (siehe KULLMANN 1959, 1960). Verwandte Arten erbeuten speziell die Netzinhaber und verhalten sich somit araneophag (WHITEHOUSE 1987).

Theridiidae besiedeln alle Straten, von der Bodenoberfläche bis zum Kronenbereich (WIEHLE 1937; BRAUN & RABELER 1969; PALMGREN 1974). Besonders stark treten sie in der Kraut- und Strauchschicht und daher zahlreich in Klopffängen auf (KNOFLACH & BERTRANDI 1993). In Barberfallen sind sie wegen ihrer sessilen Lebensweise unterrepräsentiert. Ihre Netze sind meist dreidimensionale Gerüstnetze mit Fangfäden (englisch „cob web weavers") und einem haubenförmigen Schlupfwinkel (Retraite), der zum deutschen Namen Haubennetzspinnen geführt hat. Jedoch gibt es zahlreiche Abwandlungen und Reduktionserscheinungen (siehe BENJAMIN & ZSCHOKKE 2003).

Theridiidae zählen mit ca. 2.200 Arten zu den diversen Spinnenfamilien und stellen 6% aller bekannten Spinnen (PLATNICK 2003). In den Tropen erreichen sie die größte Vielfalt. LEVI hat von 1953 bis 1970 (mit Nachträgen) eine weltweite taxonomische Basis geschaffen, besonders durch Revisionen über die Arten Amerikas. LEVI & LEVI (1962) haben die 158 damals anerkannten Gattungen auf 43 reduziert. Seitdem ist ihre Zahl wieder auf 80 gestiegen. Die neuen Autoren tendieren dazu, „Großgattungen" wieder aufzuspalten bzw. den alten Artengruppen Gattungsrang zu geben (u.a. WUNDERLICH 1991, 1995c, d; YOSHIDA 2001). Die „trennende Diskontinuität" ist dabei wohl Ermessenssache.

Die Erforschung der Spinnenfauna hat ihren Ursprung in Europa. So sind die mitteleuropäischen Vertreter der Familie gut bekannt (CHYZER & KULCZYNSKI 1894; WIEHLE 1937; TULLGREN 1949; LOCKET & MILLIDGE 1953; MILLER 1971; PALMGREN 1974; ROBERTS 1985, 1995; KNOFLACH & THALER 1998; NENTWIG et al. 2003). Dennoch gibt es auch in diesem Gebiet überraschende Neuentdeckungen, besonders Kleinformen, wie *Robertus kuehnae* BAUCHHENSS & UHLENHAUT, *Theonoe sola* THALER & STEINBERGER, *Carniella brignolii* THALER & STEINBERGER, Vertreter einer neuen Gattung aus Kärnten. Weitere Ergänzungen betreffen die Differenzierung von kryptischen Arten, so der Sammelarten *Theridion denticulatum* (siehe WIEHLE 1960) und *Enoplognatha ovata* (CLERCK) (siehe HIPPA & OKSALA 1982), sowie die Unterscheidung von *Achaearanea simulans* (THORELL) und *A. tepidariorum* (C. L. KOCH) (siehe LOCKET & LUCZAK 1974). Sogar unter den Witwen wurde vor kurzem von MELIC (2000) eine neue Art in Spanien entdeckt, *Latrodectus lilianae*. Die Artenzahl nimmt nach Norden hin ab sowie mit steigender Höhenlage. Dementsprechend leben im Mittelmeerraum mehr Arten. Doch befinden sich darunter auch zahlreiche „species inquirendae", nicht zu deutende oder unzureichend beschriebene Arten. Zudem sind vielfach gut charakterisierte Arten nur nach einem Geschlecht bekannt. Zahlreiche rezente Neubeschreibungen (LEVY 1998; WUNDERLICH 1987, 1991, 1995a, d–f) stehen den „alten" Arten gegenüber. Diese unbefriedigende taxonomische Situation ist nur durch Revisionsarbeiten zu bewältigen (siehe KNOFLACH 1994, 1996c, 1999; BOSMANS & VAN KEER 1999). Die Differenzierung der Arten beruht überwiegend auf morphologischen Kriterien, insbesondere der Genitalmorphologie. Die Morphospezies decken sich in der Regel mit der biologischen Realität. Um

**Abb. 2a–h**: Vielfalt der Kugelspinnen, Habitus und Färbung. **a**: *Euryopis episinoides* (WALCKENAER), ♂, vagant, Ameisenfresser (Kefallonia, Mai 2002). **b, d**: *Enoplognatha afrodite* HIPPA & OKSALA, ♀, Farbpolymorphismus (Kefallonia, Mai 2002). **c**: *E. latimana* HIPPA & OKSALA, ♀ mit Eikokon (Polen, Bialowiezy, Juli 1999). **e, f**: *Macaridion barreti* KULCZYNSKI, ♀, in Makaronesien endemisch (Teneriffa, Anaga, Feb. 2000). **g**: *Theridion melanostictum* O. P.-CAMBRIDGE, ♂, pantropisch (Jemen, Sana'a, Juni 1998). **h**: *Theridula gonygaster* (SIMON), juv. (Cabo Verde, Santiago, Jan. 2000, leg. A. VAN HARTEN).

dem Konzept der Biospezies (MAYR 1975) gerecht zu werden, müssen biologische Kriterien berücksichtigt werden, Fortpflanzungsbiologie und ökologische Einnischung.

Die morphologische Mannigfaltigkeit spiegelt sich in der Biologie der Theridiidae wider. Trotz der umfassenden Bearbeitung von NIELSEN (1931, 1932) ist das Wissen zur Biologie vieler Arten noch immer lückenhaft. Nur wenige sind ausführlich untersucht: z.B.

*Achaearanea riparia* (BLACKWALL): siehe FREISLING (1941, 1961), NØRGAARD (1956);
*Enoplognatha ovata*: siehe OXFORD (1976, 1992), HIPPA & OKSALA (1983), NÄHRIG (1991);
*Theridion grallator* SIMON: siehe OXFORD & GILLESPIE (2001).

Die Eintasterspinnen *Tidarren* und *Echinotheridion* stellen morphologisch und verhaltensbiologisch einen Sonderfall sogar innerhalb der Webspinnen dar. Die Männchen benötigen nur einen Taster, den anderen amputieren sie sich selbst (Abb. 25a–e). Die Kopula endet mit dem Schocktod und Verzehr der Männchen. Bei manchen Arten werden diese zudem emaskuliert, indem ihnen die Weibchen den einzig verbliebenen Taster abtrennen. Der losgelöste Gonopode bleibt am weiblichen Genitalorgan verankert und dürfte die Spermaübertragung fortsetzen, während das Weibchen das tasterlose Männchen konsumiert (KNOFLACH & VAN HARTEN 2000, 2001a, KNOFLACH 2002a, b, KNOFLACH & BENJAMIN 2003, KNOFLACH, dieser Band).

Kugelspinnen gehören zusammen mit zehn weiteren Familien zur Großgruppe der Araneoidea. Ihnen gemeinsam ist die Bildung von hochelastischen, klebrigen Spinnfäden (CODDINGTON & LEVI 1991). Theridiidae gelten als Schwestergruppe der Nesticidae und Synotaxidae. Die Abgrenzung der Familie wurde noch rezent verändert. FORSTER et al. (1990) haben die Synotaxidae als eigenständige Familie abgegliedert, aber die Hadrotarsidae als Unterfamilie, die auch *Dipoena*, *Euryopis* u.a. enthält, den Kugelspinnen zugeordnet. Neben den Linyphiidae bilden den Theridiidae eine abgeleitete Gruppe innerhalb der Araneoidea („highly derived", CODDINGTON & LEVI 1991), ihre dreidimensionalen Netze werden zusammen mit den Deckennetzen anderer Araneoidae den planaren Radnetzen der Araneidae als hochmodifiziert gegenübergestellt und sollen zum evolutiven Erfolg der Theridiidae geführt haben. Auf diese Weise konnten Kugelspinnen dem Prädationsdruck durch Sphecidae entkommen, im Gegensatz zu den Radnetzspinnen (BLACKLEDGE et al. 2003). Ihre Stellung war lange Zeit unsicher: „Despite much work, the placement of Theridiidae and its relatives within Araneoidea remains ambiguous" (CODDINGTON & LEVI 1991). Nach HORMIGA et al. (1995) gelten sie zusammen mit Linyphiidae und Symphytognathidae als Schwestergruppe der Tetragnathidae. GRISWOLD et al. (1998) formulieren die Beziehungen folgendermaßen: (Araneidae (Tetragnathidae ((Symphytognathidae s.l., Theridiosomatidae) (Linyphiidae ((Theridiidae, Nesticidae), Cyatholipoidea))))). Die nachfolgende Einführung in Gestalt und Lebensweise der Kugelspinnen orientiert sich vorwiegend an Vertretern aus Europa.

## Morphologische Charakterisierung

WIEHLE (1937), LOCKET & MILLIDGE (1953), LEVI & LEVI (1962), THALER-KNOFLACH (1997), LEVY (1998), AGNARSSON (2004).

### Körpergröße

Theridiidae sind überwiegend Kleinformen, Gesamtlänge meist 3–5 mm, die kleinsten Vertreter 1 mm (*Carniella*, *Theonoe*). Nur wenige Arten erreichen oder übertreffen 10 mm Körperlänge (*Latrodectus*, einige *Steatoda*-Arten). Männchen sind in der Regel kleiner als Weibchen. Der sexuelle Größendimorphismus ist bei den Eintasterspinnen *Tidarren* und *Echinotheridion* und bei *Latrodectus* am deutlichsten (siehe KNOFLACH, dieser Band).

### Färbung, Zeichnung

Die Färbung der Spinnen erfüllt verschiedene Funktionen, wie Verberg- und Warntracht, Mimikry und Thermoregulation (OXFORD 1998). Die Kutikula des Abdomens ist dünn und nahezu transparent. Das Durchscheinen der das Abdomen weitgehend ausfüllenden Mitteldarmdivertikel bewirkt eine Braunfärbung. Vor diesem Hintergrund kämen Pigmente kaum zur Gel-

**Abb. 3a–f**: Habitus und Färbung. **a**, **c**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER), ♀ (a) und ♂ (c), häufig als Kleptoparasit in Netzen der Opuntienspinne, ♂ mit Kopffortsatz (♀ Griechenland Navpaktos Sept. 1997, ♂ Korfu, Mai 1996). **b**, **d**: *Argyrodes nasicus* (SIMON), kryptisch und araneophag (Griechenland, Arta, Sept. 1997). **e**, **f**: *Chrysso cambridgei* (PETRUNKEVITCH), ♂ (e), ♀ (f) (Mexico, Chiapas state, Tapachula, Okt. 2001, leg. S.P. BENJAMIN; Aufzucht ex ovo).

tung, würden Spinnen nicht das Exkretionsprodukt Guanin als weißen Hintergrund zwischen Darmdivertikel und Hypodermis einlagern (OXFORD 1998). Dies ist bei Theridiidae weit verbreitet. Viele sind lebhaft gezeichnet/gefärbt (Abb. 1–7). Da sie Farbtöne der Umgebung aufweisen, fallen sie in ihrem Lebensraum kaum auf. So ist das leuchtend grüne *Macaridion barreti* (KULCZYNSKI) im Lorbeerwald der Kanarischen Inseln nur schwer an der Unterseite der Blätter zu erkennen (Abb. 2e, f). Die Krypsis wird bei manchen Arten durch die Form des Abdomens (siehe unten) und die Körperhaltung verstärkt. Einige *Argyrodes*-Arten (früher in *Rhomphaea* und *Ariamnes*) ähneln, wenn sie ihre Ruhehaltung einnehmen und die Beine stark anwinkeln, eher einem vertrocknetem Pflanzenrest als einer Spinne (Abb. 3b, d), sie sind braun und nachtaktiv. Weiters lässt die Rin-

gelung der Beine den Körper bei vielen Arten verschwimmen (Abb. 3f, 5c, f, g, 6f, h, 7a, g). Vertreter von *Chrysso* haben zudem markante Haarbüschel an den Beinen, die ebenfalls vom Körper der Spinnen ablenken. Dagegen weisen die Arten von *Argyrodes* s.str. auffällige Silberflecken auf (Abb. 3a, c) und sind tagaktiv. Dem Silberguanin wird hier thermoregulatorische Funktion zugeschrieben (OXFORD 1998).

Zeichnungsmerkmale helfen unter Umständen bei der Artbestimmung, z.B. bei *Latrodectus* und *Steatoda* (Abb. 1a–f, 7b–f; siehe LOTZ 1994; KNOFLACH & VAN HARTEN 2001b), oder der gruppenmäßigen Zuordnung. Die *Enoplognatha ovata*-Gruppe ist durch leuchtend gelbe Körperfarbe von den übrigen *Enoplognatha*-Arten abgegrenzt (Abb. 2b–d). Viele Vertreter von *Theridion* besitzen ein gewelltes Mittelband am Abdomen (Abb. 7a). Auch *Anelosimus* hat ein deutliches Folium (Abb. 5f, g). Als Warnfärbung wird die rot-schwarze Zeichnung von *Latrodectus* (Abb. 1a, b, e) und *Steatoda paykulliana* (WALCKENAER) (Abb. 7b) interpretiert, entsprechend ihrer Giftigkeit. Nur die bodenlebenden Gattungen *Robertus*, *Carniella* und *Theonoe* sind durchwegs ungezeichnet, graubraun (Abb. 6d). Dies entspricht ihrer Lebensweise. Guanineinlagerungen sind häufiger bei Spinnen offener Habitate, als bei versteckt oder im Bestandesinneren lebenden Arten (OXFORD 1998).

Ausmaß und Anordnung der Guanineinlagerungen können sich im Laufe der Postembryonalentwicklung deutlich verändern (OXFORD 1998). So überlagern bei *Latrodectus*-Arten mit jedem Stadium zunehmend dunkle Pigmente die hellen Guaninflecken (Abb. 1e). Adulte Weibchen besitzen kaum noch Guanin, daher „Schwarze Witwen" (Abb. 1f, 28d, 29d). Die Männchen sind neotän, benötigen eine geringere Zahl an Häutungen zum Erreichen der Geschlechtsreife und behalten die Jugendfärbung bei (KNOFLACH & VAN HARTEN 2001b). Ähnliches dürfte auch für die sexualdimorphe *Achaearanea tesselata* (KEYSERLING) gelten. Diese Art ist im Jugendstadium leuchtend orange gefärbt und wird mit zunehmendem Alter dunkler (Abb. 4b, c versus 1a).

Bei der „Happy-face Spider" von Hawaii, *Theridion grallator*, verändert sich die gelbliche Grundfärbung in Abhängigkeit von der Nahrung. Durch Verzehr von Fruchtfliegen werden die Tiere orange, Zikaden bewirken eine Grünfärbung. Die Färbung bleibt über mehrere Tage erhalten. Darüber hinaus tritt *T. grallator* in einer Vielzahl von Morphen auf, die nach den Mendel'schen Gesetzen vererbt werden. Der Farbpolymorphismus dürfte der Prädation durch Vögel entgegenwirken. Wird die häufige gelbe Morphe bevorzugt erbeutet, so vermehren sich die gemusterten Morphen in stärkerem Ausmaß (GILLESPIE 1989, OXFORD & GILLESPIE 2001). Auch in Europa gibt es Farbpolymorphismus. Bei *Enoplognatha ovata* werden drei Zeichnungsvarianten unterschieden: die häufigste, var. *lineata*, mit einheitlich gelbem Abdomen (Abb. 2b, c), var. *redimita* mit zwei lateralen roten Bänder (Abb. 2d), und die seltenste, var. *ovata*, mit breitem rotem Mittelband (OXFORD 1976, 1985a, b, 1991, 1992; OXFORD & SHAW 1986). In England wurde die Verteilung der Farbmorphen 15 Jahre lang an über 40 Standorten untersucht und könnte auch klimatisch beeinflusst sein (OXFORD & SHAW 1986). Ähnliche Morphen weisen die Schwesterarten *E. latimana* HIPPA & OKSALA und *E. afrodite* HIPPA & OKSALA auf (Abb. 2b-d; OXFORD 1992). Die Farbvarianten von *Neottiura bimaculata* (LINNAEUS), Abdomen einfärbig dunkel oder weiß gebändert (SIMON 1881), könnten ebenfalls einen Polymorphismus darstellen.

Weitere Kugelspinnen kommen in mehreren Farbvarianten vor, doch stellen diese keine diskreten Morphen dar. Bei *Achaearanea lunata* (CLERCK), *Anelosimus aulicus* (C.L. KOCH), *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI), *Paidiscura orotavensis* (SCHMIDT), *Tidarren* u.a. sind Übergänge in der Grundfärbung zu finden, von gelblich, braun bis rötlich (Abb. 4d–f). Plötzlicher Farbwechsel durch Verlagerung von Pigmenten wird schließlich bei *Chrysso scintillans* (THORELL) aus Japan erwähnt (UYEMURA 1957, zitiert nach GILLESPIE 1989, sub *C. venusta*).

## Prosoma

Das Prosoma ist meist länger als breit (Abb. 8a–e, g, h), abgesehen von *Dipoena*, *Episinus* und *Euryopis* u.a. (Abb. 8f, i), und

a b c d e f

**Abb. 4a–f**: Habitus und Färbung. **a–c**: *Achaearanea tesselata* (KEYSERLING), ♀ mit sad. ♂ (Pfeil, a), ♂ (b), juv. ♀ (c); Farbwechsel im Laufe der Postembryonalentwicklung, beachte den Größenunterschied der Geschlechter (Mexico, Chiapas state, Tapachula, Okt. 2001, leg. S.P. BENJAMIN; Aufzucht ex ovo). **d–f**: *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI), ♀, in Makaronesien endemisch, verschiedene Farbvarianten (Teneriffa, Anaga, Feb. 2000).

**Abb. 5a-h**: Habitus und Färbung. **a**, **b**: *Phoroncidia paradoxa* (LUCAS), ♀ (a) und ♂ (b), Körperlänge c. 1,5 mm (Korsika, Calvi, Mai 2001). **c**: *Episinus theridioides* SIMON, ♀, nur wenige Fundorte im westlichen Mittelmeerraum (Korsika, Haute Asco, Sept. 2001). **d**: *Episinus truncatus* LATREILLE, sad. ♂, im Netz; Vorderbeine halten die Fangfäden (Italien, Triest, April 1994). **e**: *Neottiura bimaculata* (LINNAEUS), ♂ (Südtirol, Brixen, Mai 1996). **f**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♂ (Jemen, Sana'a, Juni 1998). **g**: *A. pulchellus* (WALCKENAER), ♀ mit Eikokon (Korsika, Calvi, Mai 2001). **h**: *Paidiscura orotavensis* (SCHMIDT), ♀, endemisch in Makaronesien (Teneriffa, Buenavista, Feb. 2000).

a b c d e f g h

**Abb. 6a–h**: Habitus und Färbung. **a**: *Rugathodes bellicosus* (SIMON), ♂ (Nordtirol, Obergurgl, Juni 1992). **b**: *Theridion nigrovariegatum* SIMON, ♀ mit Eikokon (Innsbruck, Juni 1994). **c**: *Achaearanea lunata* (CLERCK), ♂ (Sardinien, Cala Gonone, Juni 2003). **d**: *Robertus lividus* (BLACKWALL), ♀ (Nordtirol, Kühtai, Okt. 2001). **e**: *Lasaeola tristis* (HAHN), ♀, Ameisenspezialist (Nordtirol, Innsbruck, Juli 1992). **f**: *„Dipoena"* sp. (nahe *Phycosoma martinae* (ROBERTS)), ♂, Prosoma steil (Jemen, leg. A. VAN HARTEN). **g**: *Coleosoma floridanum* BANKS, ♂, Abdomen eingeschnürt; rezent auch in Gewächshäusern Mitteleuropas (Schweiz, Basel, März 1993). **h**: *Theridion blackwalli* O.P.-CAMBRIDGE, ♀, hemisynanthrop (Nordtirol, Innsbruck, Juni 1998).

a b c d e f g h

**Abb. 7a-h**: Habitus und Färbung. **a**: *Theridion pinastri* L. Koch, ♀, dorsales Mittelband markant (Nordtirol, Telfs, Juni 1992). **b**: *Steatoda paykulliana* (Walckenaer), ♀, „Falsche Schwarze Witwe", im Mittelmeeraum weit verbreitet, nach Norden bis Südtirol und Steiermark (Zypern, Paphos 12. Feb. 1995). **c**: *Steatoda castanea* (Clerck), ♂ (Nordtirol, Innsbruck, April 1996). **d**: *Steatoda bipunctata* (Linnaeus), ♂, häufige Hausspinne (Nordtirol, Innsbruck, Juli 1993). **e**: *Steatoda phalerata* (Panzer), ♂ agil, auf Weibchensuche besonders auffällig (Norddtirol, Längenfeld, Mai 1992). **f**: *Steatoda albomaculata* De Geer, ♀ (Kreta, Georgioupolis, April 1999). **g**: *Theridion tinctum* (Walckenaer), ♀ am Eikokon (Nordtirol, Innsbruck, Juni 1994). **h**: *Theridion musivum* Simon, ♀ am Eikokon (Sardinien, Urzulei, Juni 2003).

**Abb. 8a–h**: Prosoma von dorsal, ♂ (a-f, h, i), ♀ (g). **a**: *Crustulina guttata* (WIDER). **b**: *Robertus lividus* (BLACKWALL). **c**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **d**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER). **e**: *Steatoda triangulosa* (WALCKENAER). **f**: *Episinus angulatus* (BLACKWALL). **g, h**: *Theridion varians* HAHN. **i**: *Lasaeola tristis* (HAHN). Prosoma bei *Episinus* und *Lasaeola* fast so breit wie lang. – **Herkunft**: Nordtirol (a-c, f-i), Teneriffa (d), Kroatien (e). **Maßstäbe**: 1 (c, e, f), 0,5 (b, d, h), 0,2 (a, g) und 0,1 mm (i).

ohne besondere Strukturen. Doch gibt es Modifikationen. *Carniella* und *Proboscidula* besitzen einen behaarten, auffälligen Stirnkegel (KNOFLACH 1995, 1996b), *Phoroncidia* eine vorspringende Augenregion, *Thymoites* und *Argyrodes* beides (Abb. 4d, 5c, d). Der Stirnkegel von *Argyrodes* dient der gustatorischen Balz. Die Weibchen verankern daran ihre Cheliceren während der Kopula (siehe KNOFLACH, dieser Band). Derartige Kopffortsätze sind bei Erigonidae weit verbreitet, aber auch von Pholcidae, Ochyroceratidae und Tetrablemmidae bekannt. Bei *Dipoena* und *Lasaeola* ist das Prosoma erhöht (Abb. 6f, 9b), bei manchen Arten sogar steil abfallend, mit tiefen zentralen Radiärfurchen. Die Thorakalgrube ist verschieden stark ausgebildet (vgl. Abb. 8a–i), jedoch variabel innerhalb einer Gattung (LEVI & LEVI 1962). Skulpturierung und Behaarung des Prosoma sind bei den stark sklerotisierten Formen deutlicher. *Steatoda* weist zahlreiche Haarwarzen, körnelige Oberfläche oder Runzelung auf (Abb. 8c, e, 9a, h, i), *Crustulina* Haarwarzen und deutliche Gruben (Abb. 8a, 9e, f), *Episinus* Plattenstrukturen (Abb. 8f, 9g). Bei den meisten Arten (z.B. *Achaearanea*, *Argyrodes* Abb. 8d, 9c, *Theridion* Abb. 8g, h, *Lasaoela tristis* (HAHN) Abb. 8i und *Robertus* Abb. 8b) ist das Prosoma glatt, nur wenig behaart.

## Augen

Vielfach sind die Augen in zwei Reihen angeordnet und mehr oder weniger gleich groß (Abb. 8a, c, f, 9e, 10c, h). Anordnung und Größe sind nur selten zur Unterscheidung von Gattungen geeignet (LEVI & LEVI 1962). Die Lateralaugen stehen bei *Latrodectus* und bei *Episinus* getrennt (Abb. 1c, f, 8f). *Pholcomma gibbum* (WESTRING) erinnert an die Augenstellung von Pholcidae (daher der Name), die Mittelaugen klein, die übrigen in zwei Dreiergruppen (WIEHLE 1937; NENTWIG et al. 2003). Auch *Carniella*, *Robertus*, *Theonoe* besitzen kleine Mittelaugen (Abb. 11a). Bei vielen *Dipoena*, *Euryopis* und *Lasaeola* sind hingegen die vorderen Mittelaugen groß (Abb. 8i, 9b). Bei *Argyrodes* befinden sich die Mittelaugen auf dem Kopfvorsprung (Abb. 9c, d).

## Cheliceren

Die Cheliceren sind meist klein und schwach, mit wenigen Zähnen (Abb. 10c–g) bzw. unbezahnt (Abb. 10h). Die verlängerten bzw. robusten Cheliceren der Männchen von *Enoplognatha* (Abb. 10a, b, 11b), *Rugathodes* (Abb. 6a) und *Steatoda* bilden eine Ausnahme (WIEHLE 1937; LOCKET & MILLIDGE 1953; LEVI & LEVI 1962). Bei *Enoplognatha* sind sie zudem stark bezahnt. Auch manche *Theridion*-Männchen haben verlängerte Cheliceren. Die Cheliceren-Zähne sind gewöhnlich ventrad gerichtet. *Dipoena*, *Euryopis*, *Phoroncidia* und Männchen von *Tidarren* fallen durch im Verhältnis zur Höhe des Prosoma kurze Cheliceren auf (Abb. 9a, 25e; siehe NENTWIG et al. 2003), die das Ende der Gnathocoxen nicht erreichen. Die Chelicerenklauen sind besonders lang und schlank bei *Euryopis*. Für die Familie charakteristisch ist das spitz zulaufende Apodem der Cheliceren (Abb. 10f, „basal-frontal extension", LEVI & LEVI 1962) hinter dem Clypeus, das bei wenig sklerotisierten Exemplaren durchscheint und von vorne gut zu erkennen ist.

## Labium

Im Gegensatz zu fast allen anderen Araneoidea ohne distalen Wulst (Abb. 11c–f). Bei manchen Gattungen ist das Labium vom Sternum durch eine Naht getrennt (Abb. 11c, h, *Steatoda*, *Theridion* u.a.), bei anderen mit dem Sternum verwachsen, wie *Argyrodes*, *Carniella*, *Crustulina* u.a. (Abb. 11d–g ). Bei den Hadrotarsinae (*Dipoena*, *Euryopis* u.a.) läuft das Labium nach vorne spitz zu (AGNARSSON 2004), bei den anderen Theridiidae ist es distal breit verrundet.

## Sternum

Meist länger als breit, nach hinten stark verjüngt (Abb. 11b–f). Nur bei den Kleinformen (*Carniella*, *Tidarren*-Männchen) etwa so lang wie breit. Bei wenigen Arten endet es breit (z.B. *Paidiscura*, *Theonoe minutissima* (O.P.-CAMBRIDGE)) oder abgestutzt (z.B. Abb. 11f, *Crustulina*). Bei *Enoplognatha* ist es besonders schmal zwischen den Coxen IV vorgezogen (Abb. 11b). Männchen von *Neottiura bimaculata* haben einen zentralen Sternalhöcker, *Argyrodes* und *Tidarren* mehrere unscheinbare periphere Höcker (Abb. 11e).

## Weiblicher Palpus

Die Palpenklaue ist bei den meisten Arten kammförmig und besteht aus einem ge-

a b c d e f g h i j

a b c d e f g h

**Abb. 10a–h**: Cheliceren von vorne (a–d, f, h), von hinten (e, g). **a**: *Enoplognatha ovata* (CLERCK), ♂ Cheliceren sexualdimorph. **b**: *E. latimana* HIPPA & OKSALA, ♂. **c, d**: *Tidarren argo* KNOFLACH & VAN HARTEN, ♀. **e, f**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS), ♀ (e), Exuvie eines sad. ♂ (f). **g**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♀. **h**: *Latrodectus geometricus* C.L. KOCH, ♂. – **Herkunft**: Nordtirol (a, e, f), Sardinien (b), Teneriffa (f), Jemen (c, d, h). **Maßstäbe**: 0,5 (a, h), 0,2 (c, e–g) und 0,05 mm (d).

**Abb. 9a–j**: Prosoma lateral (a-d) und von vorne (e); Skulpturierung des Carapax (f–j); ♂ (a–d, f–j), ♀ (e). **a**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **b**: *Lasaeola tristis* (HAHN). **c, d**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER), Kopffortsätze mit Augenhügel und Drüsenorgan. **e**: *Crustulina scabripes* SIMON. **f**: *Crustulina guttata* (WIDER). **g**: *Episinus angulatus* (BLACKWALL). **h**: *Steatoda triangulosa* (WALCKENAER). **i**: *Steatoda italica* KNOFLACH. **j**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). – **Herkunft**: Nordtirol (a, b, f, g, j), Teneriffa (c, d), Kroatien (e, h), Italien (i). **Maßstäbe**: 1 (a), 0,5 (c), 0,2 (d–j), 0,1 (b, e, h, i), 0,05 (f) und 0,01 mm (g).

**Abb. 11a–h**: Prosoma von vorne (a), Sternum, Labium und Gnathocoxen (b-h). **a**: *Robertus lividus* (BLACKWALL), ♀, vordere Mittelaugen klein. **b**: *Enoplognatha ovata* (CLERCK), ♂, Sternum schmal ausgezogen zwischen den Coxen IV. **c**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS), ♀. **d**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♂. **e**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER), ♀. **f**: *Crustulina guttata* (WIDER), ♀. **g**: *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI), ♀. **h**: *Theridion varians* HAHN, ♀. – **Herkunft**: Nordtirol (a–c, f, h), Teneriffa (d, e, g). **Maßstäbe**: 0,5 (a, c–e), 0,2 (g, h) und 0,1 mm (f).

bogenem Hauptast, der wenige (Abb. 12c) bis mehrere Nebenzähnen aufweist (Abb. 12a, b). Hadrotarsinae, *Achaearanea* und die Eintasterspinnen (*Echinotheridion* und *Tidarren*) besitzen hingegen eine fächerförmige Klaue, ohne ausgeprägte Längsachse und ohne Rangordnung in der Bezahnung (Abb. 12d). Die Klaue fehlt bei *Phoroncidia* (siehe AGNARSSON 2004).

## Beine

Nur wenige Stachelborsten an Patellen und Tibien, sonst dicht behaart. Die Beine der Männchen sind länger als beim Weibchen. Kurze Beine weisen die bodenlebenden Gattungen *Theonoe*, *Pholcomma* und *Carniella* auf, lang sind sie bei *Argyrodes*, *Chrysso* u.a. (Abb. 3). Bei den meisten Gattungen ist das erste Beinpaar am längsten, bei wenigen das vierte (z.B. *Euryopis*, *Phoroncidia*). Die dritten Beine sind mit Ausnahme einiger *Euryopis*-Arten (Abb. 2a) am kürzesten (LEVI & LEVI 1962). Es dominiert die Beinformel 1423. Die kleinsten Kugelspinnen (*Carniella*, *Theonoe u.a.*) haben relativ lange Tarsen, verglichen mit den Metatarsen. Bei *Anelosimus*-Männchen sind die Vorderbeine kräftiger als die übrigen Beine. Ihre Metatarsen weisen ventral dickere Borsten auf (WIEHLE 1937; LOCKET & MILLIDGE 1953; AGNARSSON 2004). Männchen der *Steatoda phalerata*-Gruppe fallen durch verdickte und auffällig bedornte Femora auf. Bei den Männchen von *Neottiura bimaculata* befindet sich ein Sporn an den Femora IV; *Echinotheridion*-Weibchen haben einen Sporn an den Coxae IV. Charakteristisch für Hadrotarsinae sind die modifizierten Haare an der Ventralseite der Tarsen I (FORSTER et al. 1990). Tibien mit zwei Reihen Trichobothrien. Präsenz und Position des metatarsalen Trichobothrium I–III sind ein ergänzendes Merkmal, das metatarsale Trichobothrium III fehlt nur selten, z.B. bei *Carniella*, *Paidiscura*. Bei vielen Arten ist die Behaarung der Vorderbeine sexualdimorph (so z.B. *Anelosimus*, *Latrodectus*, *Theridion*). Männchen haben einen dichteren Besatz an Haaren als Weibchen (Abb. 12g und vgl. f versus e). Die Hauptklauen der Tarsalklauen sind kammförmig gezähnt und zeigen Unterschiede in der Zahl der Nebenzähne (Abb. 13a–d). Die mittlere Tarsalklaue ist stark gebogen, weist ventral 1–2 kleine Vorsprünge auf (WIEHLE 1937) und ermöglicht der Spinne zusammen mit den benachbarten gezähnten Borstenhaaren das Einhaken am Spinnfaden (FOELIX 1992). Am vierten Bein ist die Mittelklaue besonders lang (Abb. 13a, d). Bei *Argyrodes* ist sie länger als die Hauptklauen (Abb. 14d), möglicherweise eine Anpassung an die Lebensweise in den Netzen anderer Spinnen (LEVI & LEVI 1962). Bei den Hadrotarsinae hingegen ist sie stark verkürzt (AGNARSSON 2004).

## Borstenkamm

Ein wichtiges Merkmal stellt der Borstenkamm an der Ventralseite des Tarsus IV dar, der zum Bewerfen der Beute mit Leimfäden dient. Er ist auch bei Nesticidae und Synotaxidae vorhanden. Der Kamm besteht aus einer Reihe von 6–10 kräftigen, meist gesägten Borsten (vgl. Abb. 14a–c) und ist bei manchen Gattungen undeutlich, wie bei *Pholcomma*, *Dipoena*, bzw. kaum ausgebildet oder fehlend, wie bei *Argyrodes* (Abb. 14d; LEVI & LEVI 1962). Auch bei den Männchen ist er weniger deutlich. KROPF (1990) weist auf Unterschiede in der Anordnung der gesägten Borsten hin sowie auf unterschiedliche Zähnelung. Bei *Latrodectus*, *Achaearanea*, *Echinotheridion*, *Episinus*, *Steatoda*, *Tidarren*, *Theridion* u.a. sind die Nebenzähne S-förmig geschwungen und nur an der Ventralseite der Borsten ausgebildet (Abb. 13a, 14b–d, f, g). Bei *Anelosimus*, *Crustulina*, *Enoplognatha*, *Phoroncidia* und *Robertus* sind sie gerade (AGNARSSON 2004) und ebenfalls nur ventral vorhanden bzw. ventral ausgeprägter (Abb. 13d, 14e). *Dipoena* und *Pholcomma* haben mehrere Reihen gekämmter Borsten, die allseitig mit geraden Nebenzähnen besetzt sind. *Theonoe* und *Carniella* zeigen lange und gerade Nebenzähne, jedoch sind auch die benachbarten dünneren Borsten gekämmt, sodass der Borstenkamm undeutlich wird. Die gesägten Borsten sind bei diesen kleinen Bodenformen an allen Tarsen vorhanden, und haben möglicherweise Putzfunktion wie bei *Comaroma simonii* BERTKAU (Anapidae, KROPF 1990). Die Borsten der meisten Arten zeigen eine rillenartige Skulpturierung (Abb. 14f, g).

## Stridulationsorgan

Die meisten Kugelspinnen-Männchen besitzen ein Schrillorgan (KULCZYNSKI

**Abb. 12a–g**: Palpenklaue der Weibchen (a–d), Behaarung der Tibia I (e–g). **a, b**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **c**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER). **d**: *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI) Klaue fächerförmig. **e, f**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♀ (e) und ♂ (f), ♂ mit zusätzlichen kurzen Härchen. **g**: *A. argyrodes*, ♂, rundum dicht behaart. – **Herkunft**: Nordtirol (a, b), Teneriffa (c–g). **Maßstäbe**: 0,2 (e, f), 0,1 (g), 0,05 (b) und 0,02 mm (a, c, d).

1905; STARCK 1985). Dieses gehört dem Typ a nach UETZ & STRATTON (1982) an. Die sklerotisierte und mit starken Borstenhöckern besetzte Vorderkante des Abdomens (Plectron) wird gegen die Schrilleistenfläche am Hinterrand des Prosoma (Pars stridens) bewegt (Abb. 15a–f, 16a–f). Abdomenwippen ist eine Stridulationsbewegung und gehört zu den grundlegenden Werbebewegungen des Männchens. Den meisten Weibchen fehlen Stridulationsleisten, bei *Crustulina guttata* (WIDER) sind sie rudimentär (Abb. 16f), nur bei *Argyrodes* deutlich (KULCZYNSKI 1905). Das Stridulationsorgan ist besonders gut bei den stark sklerotisierten Gattungen entwickelt: *Steatoda* (Abb. 15c–e, 16a, b, e), *Crustulina* (Abb. 16c, d ), *Enoplognatha*, *Argyrodes* (Abb. 15b) und *Robertus* (Abb. 15a). Es ist deutlich bei *Anelosimus*, *Carniella*, *Pholcomma*, *Proboscidula*,

**Abb. 13a–d**: Tarsalklauen IV (a, d), III (b), I (c). **a, b**: *Theridion varians* HAHN, ♂ (a) und ♀ (b). **c**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS), ♀. **d**: *Robertus lividus* (BLACKWALL), ♀. – **Herkunft**: Nordtirol. **Maßstäbe**: 0,05 (c) und 0,02 mm (a, b, d).

*Theonoe* und *Tidarren* u.a. Bei *Episinus* ist die Pars stridens undeutlich (Abb. 15f). Die Schrilleistenfläche ist einheitlich bei *Carniella*, *Crustulina* (Abb. 16c), *Proboscidula*, *Robertus*, *Theonoe*, und *Tidarren* u.a., aber in zwei Felder geteilt bei *Argyrodes*, *Enoplognatha* und einigen *Steatoda*-Arten (Abb. 15c, e, 16e) u.a. Die Anzahl der Schrilleisten variiert zwischen den Arten (Abb. 16a, b versu c, d) und dürfte Frequenzunterschiede bedingen (GWINNER-HANKE 1970; STARCK 1985). Die Haarbasen der Plectronborsten sind zu auffallenden Höckern modifiziert (Abb. 15 b–e, 16a, b, e). Nicht die Borsten, sondern die Haarbasen stellen die eigentlichen lauterzeugenden Strukturen dar (GWINNER-HANKE 1970). Den Plectron-Borsten wird Sinnesfunktion (GWINNER-HANKE 1970) bzw. Gleichgewichtsfunktion zugeschrieben (JUBERTHIE-JUPEAU & LOPEZ 1994).

## Abdomen

Häufig kugelförmig bis oval (Abb. 1a–f, 2b–g, 4a–c, 5e–g, 6a–h, 7a–h, 29d–f). Einige Gattungen/Arten weichen markant ab. Das Abdomen ist bei *Episinus truncatus* LATREILLE langgestreckt, am Hinterende mit zwei kleinen Höckern versehen (Abb. 5d). Bei *Theridion conigerum* SIMON und einigen *Neottiura*-Arten weist es einen, bei *Theridula* zwei Höcker auf (Abb. 2h). Bei *Euryopis*

**Abb. 14a–g**: Borstenkamm an Tarsus IV (a–d) und Sägeborsten im Detail (a–g); ♀ (a, b, d-g), ♂ (c). **a**, **b**, **g**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **c**: *Theridion varians* HAHN. **d**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER), Mittelklaue lang. **e**: *Robertus lividus* (BLACKWALL). **f**: *Tidarren argo* KNOFLACH & VAN HARTEN. Nebenzähne geschwungen (f, g) bzw. gerade (e). – **Herkunft**: Nordtirol (a-c, e, g), Teneriffa (d), Jemen (f). **Maßstäbe**: 0,2 (b, c), 0,05 (d) und 0,02 mm (e-g).

ist es zugespitzt (Abb. 2a), bei Arten von *Chrysso*, *Echinotheridion*, *Tidarren* und bei *Argyrodes argyrodes* dorsal konisch verjüngt (Abb. 3a–f, 28f). Exotische *Phoroncidia*-Arten tragen bizarre Fortsätze (SIMON 1894). Männchen von *Coleosoma floridanum* haben ein schmales Abdomen mit einer charakteristischen Einschnürung (Abb. 6g). Könnte hier ein weiterer, bisher nicht erkannter Fall von Ameisenmimikry vorliegen? Der frei sichtbare Petiolus verstärkt diesen Eindruck. Sehr auffällig ist das Abdomen einiger *Argyrodes*-Arten, deren Hinterende einen langen, weit über die Spinnwarzen hinausragenden Schwanzfortsatz bildet (Abb. 3d, Name einer mediterranen Art: *A. longicaudatus* (O. P.-CAMBRIDGE)). *Phoroncidia paradoxa* (LUCAS) hat ein stark sklerotisiertes, gefaltetes, runzeliges Abdomen und ist, wenn es die Beine anzieht, kaum noch als Spinne zu erkennen (Abb. 5a, b). Bei den Männchen von *Pholcomma* und *Proboscidula* ist ein Scutum ausgebildet. Manche Gattungen zeigen ausgeprägte Sigillen (Muskelansatzstellen, so *Crustulina*, *Latrodectus*, *Phoroncidia*, *Robertus*, Abb. 17f). Die Region um den Petiolus ist warzenartig skulpturiert (Abb. 15b, 17e), anders als im hinteren Bereich (Abb. 17f).

## Epiandrische Drüsen

Wie bei vielen Spinnen befinden sich auch bei Theridiidae-Männchen vor der Epigastralfurche Drüsen, die zur Vollendung des Spermanetzes von Bedeutung sind und als epigastrischer Spinnapparat bezeichnet

werden (MARPLES 1967; LOPEZ 1977, LOPEZ & EMERIT 1988; KNOFLACH, dieser Band). Die kleinen Drüsenhaare sind als Reihe (Abb. 17a, *Latrodectus*), vielfach aber in zwei Gruppen angeordnet (Abb. 17b, c).

**Abb. 15a–f**: Prosoma-abdominales Stridulationsorgan des Männchens, von dorsal (a, c, e, f) und lateral (b, d). **a**: *Robertus lividus* (BLACKWALL). **b**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER). **c–e**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **f**: *Episinus angulatus* (BLACKWALL). – **Herkunft**: Nordtirol (a, c–f), Teneriffa (b). **Maßstäbe**: 0,2 (a–c, e) und 0,1 mm (d, f).

**Abb. 16a–f**: Stridulationsorgan, ♂ (a-e), rudimentär beim ♀ (f). **a, b**: *Steatoda triangulosa* (WALCKENAER). **c, d, f**: *Crustulina guttata* (WIDER). **e**: *Steatoda albomaculata* DE GEER. Pars stridens geteilt (e) bzw. einheitlich (c). – **Herkunft**: Nordtirol (c–f), Kroatien (a, b). **Maßstäbe**: 0,1 (a, c, e, f) und 0,01 mm (b, d).

## Spinnwarzen

Innerhalb der Theridiidae besteht eine Reduktionsreihe bezüglich der Ausbildung des Colulus (LEVI & LEVI 1962; ROBERTS 1985). Der Colulus ist ein funktionsloser Rest der vorderen mittleren Spinnwarzen und homolog dem Spinnsieb der cribellaten Spinnen. Seine Präsenz gilt als plesiomorph (FORSTER et al. 1990; GRISWOLD et al. 1998). Er ist groß, mindestens halb so lang wie seine Borsten, bei *Argyrodes, Carniella, Crustulina, Enoplognatha, Latrodectus* (Abb. 18b), *Proboscidula, Robertus, Steatoda* (Abb. 18a) und *Theonoe*; verhältnismäßig klein, weniger als ein Drittel der Borstenlänge, bzw. fehlend und von zwei Borsten vertreten bei *Anelosimus aulicus* (Abb. 18c, e), *Dipoena, Episinus* und *Pholcomma*. Bei *Achaearanea, Echinotheridion* (Abb. 18d), *Neottiura, Nesticodes, Paidiscura, Rugathodes, Theridion* (Abb. 18f), *Tidarren* und *Euryopis* fehlen schließlich Colulus und Borsten. Nesticidae, Synotaxidae, Linyphiidae, Araneidae und andere Araneoidea haben durchwegs einen großen Colulus (GRISWOLD et al. 1998).

Die hinteren Spinnwarzen tragen je zwei modifizierte, große Spinnspulen (Abb. 18f, g). Diese haben eine typische zylindrische Form, an ihnen münden die den Klebstoff produzierenden Drüsen (Glandulae aggregatae). Deren Ausmündungen sind bei Theridiidae markant längsoval. Bei Nestic-

**Abb. 17a–f**: Epiandrische Drüsen des Männchens (a–c), in einer Reihe (a) bzw. in zwei Gruppen (b, c). Skulpturierung des Abdomen, Dorsum (d), Petiolus-Umgebung (e), Sigille (f). **a**: *Latrodectus geometricus* C.L. Koch. **b**: *Tidarren sisyphoides* (Walckenaer). **c, e**: *Enoplognatha ovata* (Clerck). **d, f**: *Crustulina guttata* (Wider) ♂. – **Herkunft**: Jemen (a), Mexiko (b), Nordtirol (c–f). **Maßstäbe**: 0,2 (a), 0,05 (c, e, f) und 0,02 mm (b, d).

idae und *Synotaxus* sind diese Spinnspulen kleiner, ihre Mündung rund (Coddington 1989; Forster et al. 1990; Griswold et al. 1988).

**Abb. 18a–g**: Spinnwarzen. **a**, **b**: Colulus groß, *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS), ♀ (a) und *Latrodectus geometricus* C.L. KOCH, ♂ (b) . **c**, **e**: Colulus durch zwei Borsten angedeutet, *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♀. **d**, **f**: Colulus fehlend, *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI), ♀ (d) und *Theridion varians* HAHN, ♀ (f). Pfeile deuten auf die Mündungen der Glandulae aggregatae. **g**: Hintere Spinnwarze mit den zwei modifizierten Spinnspulen, *Crustulina guttata* (WIDER), ♀. – **Herkunft**: Nordtirol (a, f, g), Jemen (b), Teneriffa (c–e), Kroatien (g). **Maßstäbe**: 0,2 (a, b, d), 0,1 (c, f), 0,02 (e) und 0,01 mm (g).

## Genitalorgane

Die Männchen der Theridiidae haben wie alle Spinnenmännchen ihre Taster zu Gonopoden umgebildet (siehe ALBERTI & MICHALIK, dieser Band). Das Sperma wird aus der primären Geschlechtsöffnung an der Epigastralfurche auf ein Spermanetz gepresst und dort von den Tastern aufgenommen (siehe KNOFLACH, dieser Band). Das letzte Tasterglied (Cymbium) trägt das eigentliche Kopulationsorgan, den Bulbus. Dieser ist nicht innerviert und funktioniert hydraulisch. Er enthält den blindgeschlossenen Spermakanal (Spermophor) und ist in Sklerite gegliedert. Das distale Sklerit (Embolus) trägt die Mündung des Spermophor. Die Bulbussklerite sind durch Membranen verbunden, die bei Ansteigen des Haemolymphdruckes anschwellen und ihnen erstaunliche Beweglichkeit verleihen (Abb. 22a). Derart wird eine sichere Verankerung am weiblichen Gegenstück, der Epigyne, erreicht. Bei der Kopula inseriert das Männchen seinen Embolus in die Einführungsöffnung der Epigyne (Abb. 22a).

Die Taster der Männchen sind verschieden dimensioniert, auffällig groß im Verhältnis zum Körper bei *Neottiura bimaculata* (Abb. 5e), *Argyrodes argyrodes* (Abb. 3e), *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS) (Abb. 7d), *Episinus maculipes* CAVANNA, *Theridion blackwalli* O. P.-CAMBRIDGE, aber unscheinbar bei *Theridula gonygaster* (SIMON), *Coleosoma floridanum* BANKS. Bei manchen Arten sind die Tasterglieder verlängert und schlank (*Steatoda castanea* (CLERCK), Abb. 7c; *S. paykulliana*, Abb. 20e; einige *Enoplognatha*-Arten, Abb. 19e), bei anderen kurz und gedrungen (*Anelosimus aulicus*, *Achaearanea*, *Dipoena*, *Latrodectus*, *Theridion* spp., siehe Abb. 5f, 6c–f, 21a–f).

**Bau des männlichen Tasters**: Patella und Tibia sind stets ohne Apophysen. Die Patella ist meist unscheinbar (Abb. 19b, 21c), bei *Argyrodes argyrodes* jedoch verdickt und verlängert (Abb. 19c), bei *Crustulina guttata* (WIDER) knotig verdickt (WIEHLE 1937). Tibia mit 1–4 Trichobothrien. Diese fehlen bei *Carniella* und *Theonoe* (siehe KNOFLACH 1996b). Die Tibia ist konisch, distal deutlich erweitert, ventral stärker als dorsal vorspringend (Abb. 19a–e, h), und trägt dort eine regelmäßige Reihe langer Borsten. Bei *Anelosimus aulicus* (Abb. 21d, e) ist diese Borstenreihe besonders auffällig und dicht, und vermutlich bei der Führung des Embolus beteiligt, bzw. bei dessen Restauration nach der Kopulation (siehe KNOFLACH, dieser Band). Das Cymbium ist meist löffelförmig, distal verschieden stark verjüngt (Abb. 19a–h, 20a–f, 21a–f, 22b), bei einigen Arten modifiziert. Es ist bei *Neottiura bimaculata*, *Achaearanea riparia* und *Theridion nigrovariegatum* SIMON in einen Zipfel ausgezogen (Abb. 19h), bei *Argyrodes argyrodes* prolateral-distal stark vorspringend (Abb. 19c, d), bei *Crustulina* trägt es einen prolateralen Fortsatz (Abb. 22b), bei *Tidarren* und *Echinotheridion* zwei distale Vorsprünge. Der Cymbiumrand ist bei *Anelosimus aulicus* ähnlich wie die Taster-Tibia auffällig behaart (Abb. 21d, e).

Das basale Paracymbium der Nesticidae, Linyphiidae, Synotaxidae und Araneidae fehlt den Theridiidae. Stattdessen ist eine Verankerungsstruktur distal am Cymbium ausgebildet, entweder ein hakenförmiger Vorsprung (Abb. 20b) oder eine Tasche (Abb. 20c). An ihr greift beim expandierten Taster die Medianapophyse an und stabilisiert den Bulbus, es handelt sich somit um eine interne Arretierung. Diese Verankerungsstruktur ist für Theridiidae charakteristisch und einzigartig innerhalb der Araneoidea, sie soll dem Paracymbium der Araneoidea nicht homolog sein (SAARISTO 1978; HEIMER 1982; CODDINGTON 1990; GRISWOLD et al. 1998). Nur *Carniella* weicht durch proximale Lage dieser Cymbium-Modifikation ab (THALER & STEINBERGER 1988).

Der Bulbus befindet sich an der Ventralseite des Cymbium, den Mundteilen zugekehrt (Abb. 19a). Eine bemerkenswerte Ausnahme ist die Torsion des Cymbium bei *Tidarren*. Hier liegt das Cymbium ventral, der Bulbus ist von den Mundteilen abgewandt (Abb. 19b). Der Bulbus besteht aus Subtegulum, Tegulum, Konduktor, 1–3 Apophysen und Embolus. Die verbindenden Membranen sind die basale, mediane und distale Haematocha. Subtegulum und Tegulum sind voluminös bei *Dipoena* (Abb. 20f), *Euryopis* u.a. Dagegen dominieren die distalen Bulbussklerite bei *Episinus* (Abb. 20a), *Enoplognatha* (Abb. 19e), *Anelosimus aulicus*

Cy
a
Cy
b
c
Cy
E
T
S
d
C
Cf
TA
C
E
e
MA
Cf
C
T
S
f
C
TA
E
MA
T
S
g
Cy
h

**Abb. 19a–h**: Genitalstrukturen, ♂-Taster von retrolateral (a, b, e, f, h) und ventral (c, d, g). Zu beachten die tordierte Position des Cymbium bei *Tidarren* (b). **a, c, d**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER). **b**: *Tidarren cuneolatum* (TULLGREN). **e**: *Enoplognatha ovata* (CLERCK). **f**: *Robertus lividus* (BLACKWALL). **g**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). **h**: *Neottiura bimaculata* (LINNAEUS). – **Herkunft**: Teneriffa (a, c, d), Jemen (b), Nordtirol (e-h). **Maßstäbe**: 0,2 (a, c–e, g) und 0,1 mm (b, f, h). **Abk.**: C = Conductor, Cf = Cymbiumfortsatz (Verankerungstruktur), Cy = Cymbium, E = Embolus, MA = Medianapophyse, S = Subtegulum, T = Tegulum, TA = Tegularapophyse.

**Abb. 20a–f**: Genitalstrukturen, ♂-Taster von ventral (a, d–f), Cymbium von ventral, Bulbus entfernt (b, c); die Pfeile deuten auf die Arretierungsstruktur des Cymbium, ausgebildet als Fortsatz (b) oder als Höhlung (c). **a**: *Episinus* sp. **b**: *E. truncatus* LATREILLE. **c**: *Achaearanea* sp. **d**: *Steatoda albomaculata* DE GEER. **e**: *Steatoda paykulliana* (WALCKENAER). **f**: *Lasaeola tristis* (HAHN). – **Herkunft**: Nordtirol (a–d, f), Zypern (e). **Maßstäbe**: 0,1 mm (a, d–f). **Abk.**: C = Conductor, E = Embolus, S = Subtegulum, T = Tegulum, TA = Tegularapophyse.

**Abb. 21a–h**: Genitalstrukturen, ♂-Taster von ventral (a–f), ♀-Epigyne (g, h). **a, b**: *Latrodectus geometricus* C.L. Koch. Der spiralige Embolus nimmt einen großen Teil des Bulbus ein. **c**: *Theridion pinastri* L. Koch. **d, e, h**: *Anelosimus aulicus* (C. L. Koch). **f**: *Theridion varians* Hahn. **g**: *Tidarren cuneolatum* (Tullgren). – **Herkunft**: Jemen (a, b, g), Nordtirol (c, f), Teneriffa (d, e, h). **Maßstäbe**: 0,2 (a, b, d–f, h), 0,1 (c) und 0,05 mm (g). **Abk.**: C = Conductor, Cy = Cymbium, E = Embolus, MA = Medianapophyse, S = Subtegulum, TA = Tegularapophyse.

(Abb. 21d, e), manchen *Steatoda*-Arten (Abb. 19g, 20d), *Crustulina* (Abb. 22b) u.a. Bei *Argyrodes* (Abb. 19c, d), *Neottiura bimaculata* (Abb. 19h), *Robertus* (Abb. 19f), *Steatoda paykulliana* (Abb. 20e), *Theridion* (Abb. 21c, f) u.a. ist das Verhältnis zwischen basalen und distalen Bulbuselementen ausgewogen. Am Tegulum befinden sich manchmal Stütz- und Gleitvorrichtungen: bei *Episinus* eine tiefe Furche zur Führung des Embolus; bei vielen *Theridion*-Arten eine kleine Tegulartasche, in die ein Vorsprung der Embolus-Basis arretiert (Abb. 21c). Bei den Eintasterspinnen ist die distale Haematodocha rudimentär. Bei diesen werden die distalen Sklerite kaum gegeneinander verdreht, sodass ihre Lage am entfalteten Taster der Ruhelage ähnelt.

Benennung und Homologisierung der Tegularapophysen sind kontrovers (LEVI & LEVI 1962; CODDINGTON 1990; FORSTER et al. 1990; GRISWOLD et al. 1998; AGNARSSON 2004). Als Medianapophyse (MA) wird jenes prolateral-dorsale Sklerit bezeichnet, das am Paracymbium arretiert und bei manchen Gattungen vom Spermophor passiert wird (LEVI & LEVI 1962; AGNARSSON 2004; Tegularapophyse der Theridiidae TTA nach CODDINGTON 1990; Tegularapophyse 1 nach THALER-KNOFLACH 1997). Bei den meisten Kugelspinnen entspringt zwischen MA und Konduktor eine zweite Apophyse, in die der Spermophor nicht eintritt. Sie wird hier Tegularapophyse (TA) genannt (Radix nach LEVI & LEVI 1962, Medianapophyse nach CODDINGTON 1990, Tegularapophyse 2 nach THALER-KNOFLACH 1997, Tegularapophyse der Theridioidea TTA nach AGNARSSON 2004). Die Arretierung der Medianapophyse im Funktionszustand erfolgt auf unterschiedliche Weise: entweder (Typ 1) wird eine Höhlung des dorsalen Endes der MA über den hakenförmig vorspringenden Cymbiumfortsatz gestülpt (*Carniella*, *Crustulina*, *Dipoena*, *Enoplognatha*, *Episinus*, *Euryopis*, *Pholcomma*, *Robertus*, *Steatoda*, *Theonoe*, *Tidarren*, u.a), oder (Typ 2) das dorsale Ende der MA greift in die taschenförmige Vertiefung des Cymbiumrandes (*Achaearanea*, *Neottiura*, *Rugathodes*, *Theridion* u.a.). Bei den Gattungen vom Typ 1 wird die MA vom Spermophor durchzogen, häufig mit Schleifenbildung, bei Typ 2 enthält sie den Spermophor nicht. Bei *Enoplognatha*, *Episinus* und *Neottiura* gibt es noch eine dritte, kleine Apophyse nahe der Tegularapophyse, die sich möglicherweise von dieser abgespalten hat. *Carniella*, *Echinotheridion*, manche *Robertus*-Arten, *Tidarren* und *Theridion nigrovariegatum* haben nur die Medianapophyse ausgebildet, bei *Theridula* fehlen beide Apophysen. Bei *Achaearanea* ist die einzige Apophyse (MA) eng mit dem Embolus assoziiert. Tegularapophysen und Konduktor sind spezifisch geformt (vgl. Abb. 19g versus 20d, e; 21c versus f).

Der Konduktor ist ein retrolateraler Vorsprung des Tegulum, der in der Regel als Gleitschiene für den Embolus fungiert. Bei langen Emboli wird die Führungs- bzw. Stützfunktion von anderen Bulbusteilen unterstützt, z.B. von der Tegularapophyse (*Steatoda phalerata*-Gruppe, und *Enoplognatha* Abb. 19e), vom Tegulum (*Episinus* Abb. 20a), oder von Cymbium- und Tibialborsten (*Anelosimus aulicus*, Abb. 21d, e). Bei *Euryopis*, *Carniella* und *Theridula* ist der Konduktor reduziert.

Der Endapparat der Theridiidae besteht nur aus dem Embolus, gegliedert in Basis und distalen Embolus. Eine Radix fehlt. Bei Araneidae (und Linyphiidae) stellt diese ein eigenständiges Sklerit an der Basis des Endapparates dar, durch das der Spermophor eintritt. Der Embolus der Theridiidae liegt retrolateral-ventral am Bulbus, nur selten ist er in diesen versenkt (*Rugathodes*, *Theridion blackwalli*). Er ist bei manchen Arten stark entwickelt, so *Crustulina* (Abb. 22b), *Episinus* (Abb. 20a), *Latrodectus* (Abb. 21a, b), besonders *Anelosimus aulicus* (Abb. 21d, e). Bei dieser Art erreicht er mit ca. 9 mm mehr als dreifache Körperlänge (siehe KNOFLACH, dieser Band). Viele Theridiidae weisen einen Einführungsembolus auf (sensu WIEHLE 1961): Embolus und weiblicher Einführungsgang entsprechen einander in der Länge (Abb. 22a, z.B. *Achaearanea*, *Anelosimus aulicus*, *Crustulina*, *Latrodectus*, *Robertus*, *Steatoda*, *Theridion varians*-Gruppe). Bei den Arten der *Theridion melanurum*-Gruppe hingegen liegt ein Anschlussembolus vor, männliche und weibliche Strukturen zeigen keine Entsprechung, die Einführungsgänge sind schmallumig (Abb. 24g).

Die winzigen Männchen der Eintasterspinnen *Tidarren* und *Echinotheridion* besit-

**Abb. 22a–g**: Genitalstrukturen, *Crustulina guttata* (Wider) (a–f) und *C. scabripes* Simon (g). **a**: Verklammerung des Tasters an der Epigyne. **b**: ♂-Taster von ventral. **c–e**: Epigyne. **d**: Vulva. **f**, **g**: Doppelkanal, in dem Einführungsgang und Befruchtungsgang nebeneinander verlaufen. **e–g**: Durchlichtpräparate. – **Herkunft**: Nordtirol (a–f), Kroatien (g). **Maßstäbe**: 0,2 (a, b), 0,1 mm (c, d). **Abk.**: ♂-Taster: bH = basale Haematodocha, C = Conductor, Cy = Cymbium, E = Embolus, MA = Medianapophyse, S = Subtegulum, T = Tegulum, TA = Tegularapophyse. Epigyne/Vulva: DK = Doppelkanal, g = Grube, R = Receptaculum seminis.

**Abb. 23a–f**: Genitalstrukturen, Epigyne (a, c, d), Vulva (e, f), Lage der Epigyne (b). **a**: *Steatoda albomaculata* De Geer. **b**, **d**, **f**: *Theridion varians* Hahn. **c**, **e**: *Steatoda bipunctata* (Linnaeus). Receptacula mit Drüsenporen. – **Herkunft**: Nordtirol. **Maßstäbe**: 0,2 (c, e), 0,1 (a, d, f). **Abk.**: BG = Befruchtungsgang, EG = Einführungsgang, R = Receptaculum seminis.

a b c d e f g h i

**Abb. 24a-i**: Genitalstrukturen, Epigyne / Vulva von Theridiidae, Durchlichtpräparate. **a**: *Theridion varians* HAHN. **b**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), Einführungsgang als Spirale. **c**: *Euryopis episinoides* (WALCKENAER), zwei Paar Receptacula vorhanden. **d**: *Theridion pinastri* L. KOCH. **e**: *Rugathodes bellicosus* (SIMON). **f**: *Dipoena convexa* (BLACKWALL), zwei Paar Receptacula vorhanden. **g**: *Theridion melanurum* HAHN. **h**: *Robertus truncorum* (L. KOCH). **i**: *Steatoda bipunctata* (LINNAEUS). – **Herkunft**: Nordtirol (a, d, e, h, i), Kroatien (b, f), Italien (g).

zen nur einen Taster (!), der zweite wird im subadulten Stadium freiwillig und obligatorisch amputiert. Das Männchen streckt einige Stunden nach der Häutung einen Taster empor und dreht sich im Kreise (Abb. 25a–d), bis dieser in den Netzfäden fixiert ist. Die weiteren Umdrehungen schnüren den Taster ein und lassen ihn ohne Haemolymphverlust zwischen Trochanter und Femur abbrechen (Abb. 25c–e). Der ganze Vorgang dauert maximal zehn Minuten. Anschließend saugt das Männchen den abgetrennten Taster aus (KNOFLACH & VAN HARTEN 2000, 2001a, KNOFLACH 2002a, b).

**Epigyne/Vulva** (Abb. 21g, h, 22c–g, 23a–f, 24a–i): Der Bau der Vulva ist bei den meisten Arten sehr klar und übersichtlich (Abb. 23f, 24a, e, g, h; ENGELHARDT 1910; WIEHLE 1937; FOELIX 1992), sodass eine *Theridion*-Vulva als Schema für den entelegynen Kopulationsapparat in die Lehrbücher eingegangen ist. Die Epigyne ist entweder eine einfache Grube (Abb. 21h, 23d) oder kompliziert gestaltet (Abb. 22c, e, 23a, c, 24i), mit Verankerungsgruben und Mittelsteg. Bei *Tidarren*, *Echinotheridion* und *Neottiura bimaculata* springt sie stark vor (Abb. 21g). Die Einführungsöffnungen liegen manchmal frei (Abb. 21g, 23f), manchmal verborgen (Abb. 22c, 23a, c). Von ihnen führen die paarigen Einführungsgänge

Abb. 25a–e: Eintasterspinnen: Häutung (a, b) und Amputation eines Tasters (c, d); *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI) (a–d), *Tidarren argo* KNOFLACH & VAN HARTEN (e). a: Sad. ♂ während Häutung. b: Häutung abgeschlossen, sad. ♂ hängt am Häutungsfaden. c, d: Einige Stunden später, Taster amputiert (Pfeil). Körperlänge 0,9–1,0 mm. e: ♂ adult, Pfeil deutet auf Amputationsstelle. **Maßstab:** 0,2 mm.

in oft komplizierten Windungen zu den Receptacula seminis. Besonders kompliziert sind die Verhältnisse bei *Crustulina*: diese besitzt einen langen Doppelkanal, in dem Einführungs- und Befruchtungskanal nebeneinander verlaufen (Abb. 22e–g; KNOFLACH 1994). Verlauf und Länge der Einführungsgänge sind artspezifisch (Abb. 23e, f, 24a-i), verschieden sind auch Form der Receptacula und Anordnung der Poren (Abb. 23e, f). So weist *Latrodectus* hantelförmige Receptacula auf, um die sich die weitlumigen Einführungsgänge winden (siehe KNOFLACH, dieser Band, Fig. 24); die Receptacula von *Robertus* zeigen nahe der Einmündung der Einführungsgänge eine drüsige Erweiterung (Abb. 24h). Die meisten Arten haben ein Paar Receptacula. Bei *Dipoena*, *Euryopis*, *Pholcomma* u.a. sind zwei Paar ausgebildet (Abb. 24c, f). Ein separater Befruchtungsgang leitet das Sperma schließlich zum Uterus externus (ALBERTI & MICHALIK, dieser Band).

## Diagnose

Zusammenfassend lassen sich folgende Merkmale zur Charakterisierung der Familie heranziehen: Borstenkamm am vierten Tarsus. Labium ohne Endwulst. Cheliceren schwach ausgebildet und ohne bzw. mit wenigen Zähnen, mit spitz zulaufendem Apodem hinter dem Clypeus. Männchen mit Prosoma-abdominalem Stridulationsorgan. Spinnspulen der Glandulae aggregatae modifiziert. Männlicher Taster: Tibia und Patella ohne Apophysen, Tibia distal erweitert, ohne basales Paracymbium, interner Arretierungsmechanismus zwischen Cymbium und Medianapophyse.

a b c d e f g h

**Abb. 26a–h**: Kugelspinnen-Retraiten („Haubennetzspinnen"), Baumaterialien unterschiedlich, Erdpartikel (a–c, f, h), Pflanzenreste (e, g) oder Beutetiere (Ameisen, d). **a, d, e**: *Achaearanea riparia* BLACKWALL. **b, c**: *Achaearanea tabulata* LEVI, Retraite lose, haubenförmig; in (b) Eikokon außerhalb des Schlupfwinkels. **f–h**: *Theridion conigerum* SIMON. – **Herkunft**: Nordtirol.

## Biologie

NIELSEN (1931, 1932), WIEHLE (1937), BRISTOWE (1958).

### Netze

Theridiidae sind sedentär. Ihr Netz bildet ein irreguläres, dreidimensionales Gerüstwerk, bei manchen Arten entsprechend dem Raumangebot groß und ausladend (20–40 cm). Besonders auffällig sind die Netze von zeitlebens sozialen Formen (*Anelosimus eximius*) in den Tropen. Diese überziehen großflächig Bäume und Sträucher. Neue Untersuchungen zum Bauverhalten haben gezeigt, wie dieses „Fadengewirr" mit System errichtet wird (BENJAMIN & ZSCHOKKE 2002, 2003). Die Netze werden nicht täglich erneuert, sondern kontinuierlich ausgebaut und repariert. Sie behalten lange ihre Funktion bei. Es lassen sich drei Hauptzonen unterscheiden: der Schlupfwinkel (Retraite) als Hauptaufenthaltsort der Spinne (Abb. 26a–h), davon ausgehend das Gerüstwerk und die Fangfadenzone, deren Fäden mit Klebtropfen versehen sind (Abb. 27f). NIELSEN (1931, 1932) und WIEHLE (1937) unterschieden zwei Netztypen:

A. Fangnetz für laufende Beute, mit Fußangeln. Die Fangfäden sind nahe der Anheftungsstelle am Boden bzw. Rinde mit Klebtropfen versehen (Abb. 27f). Sobald sich die Beute verfängt, löst sich der Fangfaden vom Substrat. Diese verliert dadurch den Bodenkontakt und kann nun leichter überwältigt werden. Dieser Netztyp findet sich bei *Achaearanea*, *Episinus*, *Latrodectus*, *Steatoda* u.a. Die Fangfäden erreichen bis zu 20 cm (*Achaearanea*, *Latrodectus*; SZLEP 1965), bei *Enoplognatha*, *Robertus* und *Steatoda* in der Regel nur wenige cm.

B. Fangnetz für anfliegende Insekten. Hier dienen Teile des Gerüstwerkes als Fangfadenzone, oft an der Außenseite in Form eines regelmäßigen Maschenwerkes aus Klebfäden, z.B. bei *Theridion* und *Anelosimus*.

BENJAMIN & ZSCHOKKE (2003) untergliedern diese Hauptgruppen weiter. Unter den Netzen mit Fußangeln werden der *Achaearanea*-Typ mit zentraler und der *Latrodectus*-Typ mit einer peripheren Retraite unterschieden, unter den Netzen ohne Fußangeln der *Theridion*-Typ mit und der *Coleosoma*-Typ ohne Leimfäden, jedoch mit deckennetzartiger Struktur.

Bei wenigen Gattungen ist das Fangnetz sekundär reduziert. Bei *Pholcomma* fehlt das Gerüstwerk, die vertikalen Fangfäden gehen direkt von der Retraite zum Substrat (HOLM 1938; JONES 1992). Bei *Episinus* besteht das Netz aus drei Fäden, eine Retraite fehlt (Abb. 5d; HOLM 1938; BRISTOWE 1958). Die Vorderbeine halten die beiden Fangfäden in Spannung, die Hinterbeine und Spinnwarzen den Verankerungsfaden. Die mediterrane *Phoroncidia paradoxa* benützt sogar nur einen einzigen Fangfaden (Abb. 5a, 27e), wie auch andere Vertreter der Gattung (MARPLES 1955; EBERHARD 1981). *Euryopis* lebt vagant (Abb. 2a), ohne Fangnetz (HIRSCHBERG 1969; CARICO 1978). *Argyrodes argyrodes* und Verwandte nutzen als Kleptoparasiten die Netze anderer Spinnen (KULLMANN 1959).

**Retraite**: Als Schlupfwinkel dienen häufig Ritzen und Spalten, die dicht ausgesponnen werden. Diese befinden sich am Boden, unter Steinen oder in der Streu (*Enoplognatha*, *Robertus*, *Steatoda phalerata*-Gruppe), an Baumstämmen oder an Felswänden und Mauerwerk (*Steatoda*, Abb. 30a). *Theridion* und *Achaearanea* bauen sich die Retraite selbst, indem sie Beute- und Pflanzenreste, Erdpartikel u.a. glocken- oder haubenförmig zusammenspinnen (Abb. 26a–h). Damit geben die Retraiten auch einen Einblick in das Beutespektrum der Tiere (Abb. 26d), siehe unten. Die Retraiten sind bei manchen Arten besonders ausgeprägt: sie erreichen bei *Achaearanea riparia* 3–8 cm (NIELSEN 1932; NØRGAARD 1956; FREISLING 1941, 1961) (siehe Abb. 26a, d, e), bei *Theridion conigerum* SIMON 2 cm (Abb. 26f-h). Die in Florida endemische *Latrodectus bishopi* KASTON verwendet einen Palmwedel als Schlupfwinkel und rollt diesen mit Hilfe von Spinnfäden zusammen (MCCRONE & LEVI 1964). Die Art besiedelt vorzugsweise Buschpalmen, v.a. die Sägepalme (*Serenoa repens* (BART.), Arecaceae, siehe CARREL 2001). *Pholcomma* spinnt eine zarte, haubenförmige Retraite ohne Fremdpartikel (JONES 1992). Eine Besonderheit stellen die Überwinterungskokons der Jungtiere von *Achaearanea lunata* und *A. riparia*

a b c d e f

**Abb. 27a–f**: Überwinterungskokons (a–d): Jungstadien und subadulte Männchen von *Achaearanea lunata* (CLERCK) schließen sich im Herbst in maskierte und mit Gespinst ausgekleidete Kokons ein. Diese hängen frei (a) oder sind an das Substrat angeheftet (b). **e**: Fangnetz von *Phoroncidia paradoxa* (LUCAS), ♀, bestehend aus einem einzigen Fangfaden. Klebtropfenzone nicht an der Anheftungsstelle, sondern nahe der Spinne. **f**: Fußangeln eines Fangfadens von *Steatoda paykulliana* (WALCKENAER). – **Herkunft**: Nordtirol (a–d), Korsika (e), Zypern (f).

dar. Es handelt sich um mit Gespinst ausgekleidete und mit Erdpartikeln maskierte, geschlossene Retraiten (Abb. 27a-d; FREISLING 1961; TOFT 1978).

Während des zweiten Weltkrieges wurden in the USA die besonders zugfesten und zugleich elastischen Spinnfäden von *Latrodectus* industriell genutzt (BAERG 1945). Sie lieferten das Fadenkreuz für optische Instrumente in der Rüstungsindustrie.

## Beutefang und Beute

Die erste Fanghandlung ist das Bewerfen mit Klebfäden. Das Hinterende der Spinne ist dem Beutetier zugewandt, das vierte Beinpaar streift mit Leimtröpfchen besetzte Fäden von den Spinnwarzen und schleudert sie auf das Opfer (Abb. 28b, d, f). Erst wenn dieses immobilisiert ist, erfolgt der Giftbiss. Danach wartet die Spinne wenige Minuten und setzt mit dem Bewerfen fort, umso intensiver, je heftiger sich die Beute wehrt. Am Ende der Fanghandlung wird diese in den Schlupfwinkel transportiert und ausgesaugt (Abb. 28a, c, e). Trotz fehlendem Fangnetz läuft bei *Euryopis* die Fanghandlung typisch ab: Immobilisierung durch Bewerfen mit Leimfäden, Giftbiss, Abwarten und Transport zum Schlupfwinkel (BERLAND 1933a; HIRSCHBERG 1969; CARICO 1978). Bei *Lasaeola tristis* soll der Giftbiss sofort stattfinden (WIEHLE 1937), erst danach wird die Ameise gefesselt. Hier verläuft der Beutefang nicht immer erfolgreich, WIEHLE erwähnt *Dipoena*-Exemplare mit Beinverlust. *Coleosoma floridanum* unterlässt bei kleinen Blattläusen das Bewerfen mit Leimfäden (CUTLER 1972).

Mit Hilfe ihrer Leimfäden sind Kugelspinnen in der Lage, wehrhafte bzw. verhältnismäßig große Tiere zu erbeuten. So überwältigen *Euryopis*-Jungtiere sechs mal so große Ameisen (HIRSCHBERG 1969), *Achaearanea riparia* große Laufkäfer (z.B. *Pterostichus*; NØRGAARD 1956; NYFFELER & BENZ 1988), *A. tepidariorum* adulte Grillen. Stark sklerotisierte Beute wird an den Gelenkmembranen ausgesaugt (Abb. 28a), die Reste sind daher gut erhalten. Ameisen sind im Beutespektrum in der Regel stark vertreten. Bei *A. riparia* stellten sie im natürlichen Lebensraum ca. 90 % der Beutetiere (Dänemark, NØRGAARD 1956; Schweiz, NYFFELER & BENZ 1988). In Ackerkulturen (Weizenfeld) erwies sich *A. riparia* als Generalist (NYFFELER & BENZ 1988). Im Beutespektrum von Kugelspinnen sind weiters Käfer u.a. Insekten, Asseln, manchmal Diplopoden und andere Spinnen enthalten. Arten mit Netztyp B fangen ein breites Spektrum von Fluginsekten. Die großen Theridiidae (*Latrodectus*, *Steatoda*) erbeuten gelegentlich Skolopender, Vogelspinnen und sogar Wirbeltiere (VELLARD 1936; MARETIC & LEBEZ 1979). So überwältigt die südeuropäische *Latrodectus tredecimguttatus* (ROSSI) Eidechsen (SCHWAMMER & BAUBRECHT 1988), die australische *L. hasselti* Eidechsen, Geckos, Schlangen und auch Mäuse (KASTON 1970, KÖNIG 1987). In Bulgarien wurde *Steatoda triangulosa* (WALCKENAER) beim Fang einer Wurmschlange *Typhlops vermicularis* MERREM (Typhlopidae) beobachtet (PETROV & LAZAROV 2000).

Manche Arten sind streng spezialisiert. Als Ameisenspezialisten gelten *Dipoena* und *Euryopis* (BERLAND 1933a; WIEHLE 1937; HIRSCHBERG 1969; CARICO 1978; PORTER & EASTMOND 1981). *Euryopis flavomaculata* (C.L. KOCH) bevorzugt *Myrmica* Arten (HIRSCHBERG 1969), *E. coki* LEVI die Ernteameise *Pogonomyrmex owyheei* COLE und ist mit Kolonien dieser Art assoziiert (Beobachtungen in Idaho, PORTER & EASTMOND 1981).

*Phoroncidia* hat eine ähnlich spezialisierte Fangmethode entwickelt wie sie von Bolaspinnen (Araneidae) bekannt ist. Der einzige Fangfaden von *Phoroncidia* (Abb. 5a, 27e) scheint auf den ersten Blick nicht effizient zu sein. Jedoch dürfte die Klebfadenzone Trauermücken anlocken (Gattung *Bradysia*, Sciaridae), und zwar nur Männchen. Die Kugelspinne wartet den Anflug mehrerer Mücken ab, bevor sie den Faden einholt. EBERHARD (1981) beobachtete in Kolumbien ein *P. studo* LEVI Weibchen, das auf diese Weise vier Sciariden-Männchen zugleich erbeutete.

Auf Nahrung von anderen Netzspinnen angewiesen ist *Argyrodes* (siehe KULLMANN 1959). Möglicherweise dient auch die Spinnseide des Wirtes fakultativ als Nahrung für die Diebspinnen (WHITEHOUSE et al. 2002). Innerhalb der Kleptoparasiten gibt es weitere Spezialisten. So kommt *A. ululans* O. P.-CAMBRIDGE nur in den Gemeinschafts-

**Abb. 28a–f**: Beutefang und Abwehr bei Theridiidae. **a**: *Achaearanea simulans* (THORELL), ♀ beim Saugen an Ameise. **b**: *Achaearanea tepidariorum* (C.L. KOCH), ♀ schleudert Leimfäden. **c**: *Achaearanea lunata* (CLERCK), ♀ saugt an Ameise. **d**: *Latrodectus dahli* LEVI, ♀ wirft bei Beunruhigung Leimfäden. **e**: *Tidarren cuneolatum* (TULLGREN), ♀ saugt an Rüsselkäfer. **f**: *Argyrodes longicaudatus* (O. P.-CAMBRIDGE), araneophag, ♀ erbeutet ♂. – **Herkunft**: Nordtirol (a–c), Jemen (d, e), Cabo Verde (f).

netzen von *Anelosimus eximius* vor (CANGIALOSI 1990). Fakultativ kleptoparasitisch wurde *Achaearanea tepidariorum* in den Netzen der Opuntienspinne *Cyrtophora citricola* (FORSKÅL) (Araneidae) beobachtet (KULLMANN 1960). Die „braunen *Argyrodes*" sind auf Netzspinnen spezialisiert. Aggressive Mimikry wurde bei einer neuseeländischen *Rhomphaea*-Art festgestellt (WHITEHOUSE 1987). Sie dringt in andere Netze ein, lockt die Netzinhaberin, z.B. eine *Achaearanea*, durch Vibrationen an und bewirft diese dann mit Leimfäden (vgl. auch Abb. 28f).

## Giftigkeit

Zusammenfassung bei HABERMEHL (1994) und FOELIX (1992). Die „Witwen" (*Latrodectus* spp.) gehören zu den wenigen für den Menschen gefährlichen Spinnen. Der wissenschaftliche Name weist auf den

Giftbiss hin, der zunächst nicht schmerzhaft ist und daher nicht bemerkt wird (altgriechisch *lathra* geheim, *dectus* Beißer). Ihre Giftwirkung ist seit der Antike bekannt (KOBERT 1901; DAHL 1926; MARETIC & LEBEZ 1979): Muskelkrämpfe (auch Atemmuskulatur), Erhärtung der Bauchmuskeln (diagnostisch wichtig!), verkrampfter Gesichtsausdruck, kalter Schweiß und Angstzustände. Das Gift (alpha-Latrotoxin) ist ein Neurotoxin und blockiert neuromuskuläre und zentralnervöse Synapsen. Nur die Weibchen sind giftig, die kleinen Männchen können die menschliche Haut nicht durchdringen.

Die Vergiftung durch *Latrodectus*-Bisse, auch als Latrodectismus bekannt, tritt in Südeuropa und Südrußland in Folge von periodischen Massenvermehrungen auf. Auch rezent kamen solche Epidemien vor. In Kroatien (Krk) wurden im August 1987 auf einem Gebiet von 100 $m^2$ 319 bewohnte *L. tredecimguttatus* Netze gezählt (SCHWAMMER 1988). MARETIC (1965) registrierte 176 Bisse zwischen 1948 und 1964 in Istrien. In Usbekistan wurden in den Jahren 1981-1984 463 Bisse durch *L. tredecimguttatus* bekannt, jeweils von Mai bis Juli (KRASNONOS et al. 1989). In anderen Gebieten ist Latrodectismus ein permanentes Problem. Die australische *L. hasselti*, die nordamerikanische *L. mactans* (FABRICIUS) und die fast weltweit verbreitete *L. geometricus* neigen zu Synanthropie. So wurden in Australien und Neuseeland 240 Bisse pro Jahr durch *L. hasselti* im Zeitraum von 8 Jahren registriert (SUTHERLAND & TRINCA 1978), in Argentinien 28 Bisse pro Jahr von 1979 bis 1988 (GRISOLIA et al. 1992), in Südafrika 30 Bisse durch *L. indistinctus* O. P.-CAMBRIDGE und 15 durch *L. geometricus* (siehe MUELLER 1993). Rezent gab es keine Todesfälle mehr wegen des Einsatzes von Antiserum, während in den Jahren 1959 bis 1973 etwa 3 % der Fälle letal waren (HABERMEHL 1994). Schäden entstehen besonders durch Verlust von Weidevieh (Pferd, Rind, Schaf), das auf einen *Latrodectus*-Biss empfindlicher als der Mensch reagiert (MARETIC & LEBEZ 1979; FOELIX 1992).

Für die holomediterrane *Steatoda paykulliana* wurde eine ähnliche, aber schwächere Giftwirkung auf Säugetiere nachgewiesen (MARETIC et al. 1964). Sie wird häufig mit *Latrodectus* verwechselt, unterscheidet sich aber durch die Stellung der Seitenaugen, die sich berühren, durch Bewehrung der Cheliceren mit 1–2 Zähnen, durch die Zeichnung (Abb. 7b versus 1a) und durch die Genitalmorphologie. Ähnliches dürfte auch für *Steatoda nobilis* (THORELL) gelten (WARRELL et al. 1991), einen rezenten Neuankömmling in England (SNAZELL & JONES 1993).

Weitere Gifte: Abgesehen vom Gift der Giftdrüsen wurden noch weitere Toxine bei *Latrodectus* und anderen Spinnen gefunden, aus Extrakten des Körpers der Jungtiere und besonders der Eier (KOBERT 1901; LEVY 1916; MARETIC & LEBEZ 1979). Diese sind letal für Säugetiere, wenn sie intravenös injiziert werden, nicht bei oraler Aufnahme. Ureinwohner sollen die Eier von *Latrodectus* als Pfeilgift verwendet haben (D'AMOUR et al. 1936).

**Fortpflanzungsverhalten** siehe KNOFLACH, dieser Band.

## Kokon und Brutfürsorge

Die Kokons unterscheiden sich in Form, Farbe und Struktur (Abb. 1a, 2c, 5g, 6b, 7g, h, 26b, 28c, 29a–f, 30a–e). Der Kokon ist bei *Paidiscura pallens* (BLACKWALL) mit konischen Fortsätzen versehen (Abb. 30d), bei *Crustulina guttata* hutförmig (Abb. 29f), bei *Argyrodes argyrodes* mit einem langen, festen Stiel und einem verengten Schlupfloch für die Jungtiere (Abb. 29a, b). Bei *Dipoena melanogaster* (C.L. KOCH) und *Lasaeola tristis* sind die Kokons mehr als zweimal so groß wie das Weibchen (Abb. 30c). Die Außenhülle kann locker und wollig gesponnen sein, sodass die Eier durchschimmern (Abb. 29d–f, 30a), oder dicht und pergamentartig (Abb. 1a, 26b, 28c, 29a, b). Bei *Latrodectus geometricus* ist sie in feine Spitzen ausgezogen (Abb. 29c). Die Weibchen der *Theridion melanurum*-Gruppe bewachen den Kokon in einem vertikalen, trichterförmigen Netz, nur wenige Gespinstfäden halten das Eigelege zusammen. *Steatoda bipunctata* schützt das lose umsponnene Eigelege mit Klebfäden. Arten der *Enoplognatha mandibularis*-Gruppe schließen sich in eine dicht gesponnene Eikammer ein.

Viele Arten produzieren mehrere Kokons: *Achaearanea* spp. in der Regel 2–3, *A. tabulata* LEVI 9 (MORITZ et al. 1988), *A. te-*

a

b

c

d

e

f

**Abb. 29a–f**: Vielgestaltigkeit der Eikokons. **a, b**: *Argyrodes argyrodes* (WALCKENAER), Kokon an langem Stiel, mit „Schlupfrohr" für die Jungtiere. **c**: *Latrodectus geometricus* C.L. KOCH, Kokon mit Noppen. **d**: *Latrodectus dahli* LEVI, Kokon wollig. **e**: *Nesticodes rufipes* (LUCAS), ♀ transportiert bei Beunruhigung den Kokon mit den Spinnwarzen. **f**: *Crustulina guttata* (WIDER), Kokon hutförmig. – **Herkunft**: Gran Canaria (a), Kefallonia (b), Jemen (c, d), Teneriffa (e), Nordtirol (f).

*pidariorum* bis zu 17 (BONNET 1935) und sogar bis 20 (VALERIO 1976, Costa Rica), *Steatoda triangulosa* 7 (WIEHLE 1937, eigene Beobachtungen). *Robertus lividus* (BLACKWALL) bildetete in Gefangenschaft sogar 15-20 Kokons, die jedoch teilweise wieder verzehrt wurden (Brutkannibalismus, HIRSCHBERG 1969). Bei den „Witwen“ ist die Fruchtbarkeit enorm. Ein *Latrodectus geometricus* Weibchen legt bis zu 30 Kokons und durchschnittlich 4000 Eier (BOUILLON 1957). *Latrodectus mactans* produziert über 2000 und *L. hesperus* CHAMBERLIN & IVIE über 3000 Eier (KASTON 1970). *Achaearanea tepidariorum* Weibchen legten in Costa Rica insgesamt sogar 2000-5400 Eier, durchschnittlich etwa 200 pro Kokon (VALERIO 1976). Dagegen enthält der Kokon von *Pholcomma gibbum* nur 3 Eier (HOLM 1941).

HIRSCHBERG (1969) unterschied drei Stufen der Brutfürsorge bei Theridiidae:

A. Brutfürsorge, beschränkt auf den Schutz des Eigeleges, beim Großteil der eu-

**Abb. 30a–g**: Eikokons (a–e) und Brutpflege. **a**: *Steatoda nobilis* (THORELL). **b**: *Neottiura herbigrada* (SIMON), ♀ transportiert Kokon an Spinnwarzen. **c**: *Lasaeola tristis* (HAHN), ♀ (Pfeil) mit erstaunlich großem Kokon. **d**: *Paidiscura pallens* (BLACKWALL), Kokonform markant. **e**: *Theridion sisyphium* (CLERCK). **f**: *Theridion pictum* (WALCKENAER), Jungtiere saugen gemeinsam an der vom Muttertier überwältigten Beute. **g**: *Anelosimus aulicus* (C. L. KOCH), ♀ und Jungtiere beim gemeinsamen Saugakt. – **Herkunft**: Teneriffa (a), Korfu (b) Nordtirol (c, e, f), Salzburg (d), Zypern (g).

ropäischen Theridiidae. Der Kokon wird in der Regel bis zum Ausschlüpfen der Jungtiere bewacht. Nur *Euryopis* und *Robertus*, vermutlich auch *Episinus*, verlassen ihn bald nach der Ablage. *Enoplognatha ovata* und *Crustulina guttata* leisten Schlüpfhilfe, indem sie den Kokon mit Hilfe der Cheliceren erweitern. *Neottiura*, *Nesticodes* und *Rugathodes* tragen den Kokon an den Spinnwarzen angeheftet und halten ihn mit den Hinterbeinen (Abb. 29e, 30b).

B. Brutpflege mit Nahrungsfürsorge durch Überlassen von Beute: *Achaearanea riparia*, *Theridion pictum* (WALCKENAER), weiters *Anelosimus aulicus*. Die Jungtiere bleiben einige Wochen im Netz der Mutter und ernähren sich von deren Beute (Abb. 30f, g). Das Weibchen löst durch spezifische Lock- bzw. Warnsignale entweder Annäherung oder Flucht der Jungtiere aus (NØRGAARD 1956). Diese nehmen erst später am Beutefang teil. Die Arten sind demnach periodisch-sozial. *A. riparia* lebt an offenen, sonnen-exponierten Standorten. Das Weibchen bewacht die Kokons in ihrer röhrenförmigen Retraite, die sich stärker als die Luft erwärmt. Bei einer Temperatur über 30°C transportiert das Weibchen die Kokons ins Freie und schützt so sich und ihre Nachkommen vor Überhitzung. Sinkt die Temperatur unter 30°C, werden die Kokons wieder eingebracht (NØRGAARD 1956).

C. Brutpflege mit Nahrungsfürsorge durch Mund-zu-Mund-Fütterung (Regurgitation) und Überlassen von Beute: *Theridion impressum*, *T. sisyphium*, ebenfalls periodisch-sozial. Die Weibchen lassen Darmsaft aus dem Mund treten und versorgen damit die ersten Stadien. Meist saugen mehrere Jungtiere an diesen Nahrungstropfen. Erst später erfolgen Fütterung mit Beute und schließlich gemeinsamer Beutefang. Bei *T. impressum* saugen die Jungtiere sogar das Muttertier aus (HIRSCHBERG 1969; KULLMANN 1974). Auch bei den permanent sozialen Formen in den Tropen (*Achaearanea*, bes. *Anelosimus*) werden die Jungstadien über Mund-zu-Mund-Fütterung und durch Überlassen von Beute ernährt. Hier bleiben Toleranz und Kooperation bei Netzbau, Beutefang, Fressakt und Brutpflege zeitlebens erhalten. Ältere, geschwächte Tiere werden als Beute behandelt. Die größten Kolonien sind von *Anelosimus eximius* bekannt. Das Geschlechterverhältnis ist zugunsten der Weibchen verschoben. Diese sozialen Arten werden intensiv untersucht (KULLMANN 1968, 1972; BRACH 1977; LUBIN & ROBINSON 1982; CHRISTENSON 1984; NENTWIG 1985; VOLLRATH 1982, 1983, 1986; AVILÉS 1997, AVILÉS & TUFINO 1998, AVILÉS & SALAZAR 1999, AVILÉS et al. 2001 u.a.).

## Parasiten, Feinde

Die hauptsächlichen Feinde von Kugelspinnen sind Hymenopteren, abgesehen von Vögeln. Es handelt sich zunächst um ektoparasitische Formen, vor allem Ichneumonidae (Abb. 31a-c). Arten von *Zatypota* leben an verschiedenen *Theridion*-Arten, *Polysphincta rufipes* (GRAVENHORST) an *Steatoda bipunctata*, *Sinarachna pallipes* (HOLMGREN) an *Achaearanea lunata*, *Acrodactyla degener* HALIDAY an *Enoplognatha ovata* (siehe FITTON et al. 1987; NIELSEN 1931). Ichneumonidae werden auch als Kokonparasiten genannt: *Gelis* bei *Paidiscura pallens*, *Enoplognatha ovata*, *Latrodectus* und *Steatoda albomaculata* (DE GEER), auch *Zaglyptus multicolor* (GRAVENHORST) bei *Enoplognatha ovata*. Weitere Kokonparasiten sind Chloropidae (*Gaurax* und *Pseudogaurax*, Diptera) und Mantispidae (Neuroptera) bei *Latrodectus* und *Achaearanea tepidariorum*, nach Beobachtungen besonders in USA, Costa Rica und Australien. Auch Zipfelkäfer der Gattung *Malachius* (Malachiidae) wurden häufig in Kokons von *Latrodectus tredecimguttatus* festgestellt (MARETIC & LEBEZ 1979). Die Scelionidae *Baeus seminulum* HALIDAY gilt als regelmäßiger Eiparasitoid (BRISTOWE 1941; FITTON et al. 1987). Als Endoparasitoide wurden *Ogcodes gibbosus* (L.) (Acroceridae) und Mermithidae genannt (BRISTOWE 1941; SCHLINGER 1987).

Von europäischen Grabwespen (Sphecidae) jagen *Trypoxylon* und *Miscophus* die Arten *Enoplognatha ovata* und *Steatoda phalerata* (PANZER) (siehe BRISTOWE 1941; OEHLKE 1970). Im Beutespektrum von *Chalybion californicum* (SAUSSURE) in den USA waren unter 860 Spinnen 629 Exemplare von *Steatoda americana* (EMERTON) enthalten (LANDES et al. 1987). Wegwespen (Pompilidae) scheinen Theridiidae nicht nachzustellen (BERLAND 1933b; RICHARDS & HAMM 1939;

a b c d

BRISTOWE 1941; KOOMEN & PEETERS 1993a, b; SCHLJACHTENOK 1996), möglicherweise mit Ausnahme von *Nanoclavelia leucopterus* (DAHLBOM) (OEHLKE & WOLF 1987). Mimetidae (Araneae, z.B. die Gattung *Ero*) sind auf Netzspinnen spezialisierte Spinnenfresser und erbeuten auch Theridiidae (Abb. 31d). Als fakultative Kleptoparasiten bedienen sich Schnabelfliegen (*Panorpa*, Mecoptera) bei verschiedenen Netzspinnen (NYFFELER & BENZ 1980). Ein *Panorpa*-Weibchen übernahm so die Beute einer *Achaearanea lunata* und verdrängte sogar die Netzinhaberin aus dem Netz (Innsbruck, Sept. 1990; KNOFLACH 1993b).

Die Raubwanze *Stenolemus lanipes* WYGODZINSKY (Reduviidae, Subfam. Emesinae) kann sich im Netz von *Achaearanea tepidariorum* frei bewegen, ohne von der Spinne als Beute erkannt zu werden, und lebt räuberisch von den Jungspinnen (Beobachtungen in Georgia, HODGE 1984).

## Abwehrverhalten

Bei Störung (Erschütterung, Berührungen) lassen sich Theridiidae zu Boden fallen und stellen sich tot. Dabei ziehen sie alle Beinpaare an und sind nur noch schwer zu erkennen. In dieser Schreckhaltung verharren sie mitunter eine Stunde. Die großen Arten (*Latrodectus*, *Steatoda paykulliana*) werfen bei Beunruhigung Klebfäden (Abb. 28d) und versuchen durch diese mechanische Irritation den Angreifer abzuschrecken (VETTER 1980). Die auffällige Rotzeichnung von *Latrodectus* und *Steatoda paykulliana* gilt als Warnfärbung (BRISTOWE 1946).

**Abb. 31a-g**: Feinde von Kugelspinnen. **a, b**: Ektoparasitoid, Ichneumonidae-Larve an *Theridion varians* HAHN ♂; nach etwa einer Woche wird der Wirt abrupt und rasch ausgesaugt, dementsprechend das Wachstum der Larve (b) (Nordtirol, Innsbruck, Mai 2002). **c**: Verpuppung neben dem verzehrten *Theridion*. (Korsika, Ostriconi, Mai 2001). **d**: *Ero aphana* (WALCKENAER), ♀ saugt an erbeuteten Weibchen von *Theridion impressum* L. KOCH (Sardinien, Baunei, Juni 2003).

## Verbreitung

WIEHLE (1937), BRISTOWE (1939), PALMGREN (1974); Kataloge: BONNET (1955-59), MIKHAILOV (1997), KNOFLACH & THALER (1998), PLATNICK (2003). Viele Kugelspinnen sind weit verbreitet. Die meisten in Europa vertretenen Gattungen werden von den „klassischen Autoren" für alle Erdteile angegeben, manchmal mit Schwerpunkt der Verbreitung in den wärmeren Regionen (*Argyrodes*, *Episinus*, *Latrodectus*, *Phoroncidia*; LEVI & LEVI 1962). Holarktisch verbreitet sind *Crustulina*, *Enoplognatha*, *Neottiura*, *Rugathodes* und *Theonoe*. Die Gattung *Robertus* ist auf die gemäßigten Zonen der Holarktis beschränkt, mit einer rezenten Ergänzung aus dem zentralafrikanischen Gebirgswald (KNOFLACH 1995). Die Verbreitung von *Carniella* ist noch immer rätselhaft. Aus Europa ist nur die erst kürzlich aus Kärnten (THALER & STEINBERGER 1988) beschriebene und nur nach Männchen bekannte Typusart nachgewiesen, während weitere Vertreter in den Tropen von Afrika und Südostasien vorkommen (WUNDERLICH 1995b; KNOFLACH 1996b). Holarktisch verbreitetete Arten sind u.a. *Crustulina sticta* (O. P.-CAMBRIDGE), *Enoplognatha latimana*, *E. ovata*, *E. thoracica* (HAHN), *Keijia tincta* (WALCKENAER), *Neottiura bimaculata*, *Robertus lividus*, *Steatoda albomaculata*, *Takayus lyricus* (WALCKENAER), *Theridion impressum*, *T. hemerobium* (SIMON), *T. pictum*, *T. ohlerti* THORELL, *T. simile* C.L. KOCH, *T. varians* HAHN. Die Alpenschuttspinne *Theridion petraeum* L. KOCH ist eine holarktische Gebirgsart.

Holomediterran verbreitet sind *Anelosimus aulicus*, *Argyrodes argyrodes*, *Crustulina scabripes* SIMON, *Euryopis episinoides* (WALCKENAER) und *Steatoda paykulliana*. Als mediterran expansiv gelten *Episinus maculipes*, *Neottiura suaveolens* (SIMON), *Steatoda paykulliana* und *Theridion nigrovariegatum*. Nördliche Elemente sind *Theridion montanum* EMERTON, *Thymoites bellissimus* (L. KOCH) und *Thymoites oleatus* (L. KOCH) (siehe PALMGREN 1974; MIKHAILOV 1997). *Robertus lyrifer* HOLM und *Theridion ohlerti* sind boreomontane Elemente, *Robertus ungulatus* VOGELSANGER ist eurosibirisch.

Kleinräumig verbreitete Arten stehen oft neben weit verbreiteten, expansiven Verwandten. *Robertus truncorum* (L. KOCH) ist auf die Alpen beschränkt, *R. lividus* dagegen holarktisch verbreitet; *Steatoda incomposita* (DENIS) ist SW-mediterran, *S. albomaculata* holarktisch; *S. italica* adriatomediterran, *S. phalerata* holo-palaearktisch (KNOFLACH 1996a, c). Das gilt auch für die Gattung *Episinus*. Zwei kleinräumig-endemischen Arten, *E. theridioides* SIMON (Abb. 5c, Korsika, Sardinien und Pyrenäen), *E. cavernicola* (KULCZYNSKI) (Kroatien und Slowenien), stehen die weit verbreiteten *E. angulatus* (BLACKWALL) und *E. truncatus* gegenüber (Abb. 5d, KNOFLACH 1993a, KNOFLACH & THALER 2000). *Paidiscura orotavensis* (Abb. 5h), Endemit der Kanarischen Inseln, vikariiert mit den weit verbreiteten *P. pallens* (Abb. 30d) und *P. dromedaria* (SIMON) (siehe KNOFLACH & THALER 2000).

Unter den in Europa auftretenden Neozoa stehen ebenfalls zahlreiche Theridiidae (THALER & KNOFLACH 1995). Ihre synanthrope Bindung verrät die adventive Herkunft. Bei *Achaearanea tepidariorum* ist das ursprüngliche Verbreitungsgebiet nicht mehr abgrenzbar. *Achaearanea tabulata* (Abb. 26b) hat sich rezent, als urbaner Neuankömmling, nach Europa ausgebreitet (MORITZ et al. 1988; KNOFLACH 1991). Sie wurde erst 1980 von New York beschrieben (LEVI 1980). In Japan besiedelt sie naturnahe Habitate, ein möglicher Hinweis auf ihren Ursprung. Ein weiterer Neuankömmling ist *Coleosoma floridanum* (Abb. 6g), in Gewächshäusern und botanischen Gärten (KNOFLACH 1999). Auch *Nesticodes rufipes* (LUCAS) (Abb. 29e) wird gelegentlich über den Handel eingeschleppt. Auf Einschleppung beruhen auch die *Latrodectus*-Meldungen aus Belgien und Irland. *Achaearanea veruculata* wurde über Pflanzenimporte von Neuseeland auf den Scilly-Inseln etabliert (MERRETT & ROWE 1961). *Steatoda nobilis* (Abb. 30a), ursprünglich nur von den Kanarischen Inseln bekannt, konnte sich in Südengland ansiedeln (SNAZELL & JONES 1993). Besonders die synanthropen Arten weisen eine sehr weite Verbreitung auf: *Achaearanea tepidariorum*, *Steatoda grossa* (C.L. KOCH) und *S. triangulosa* gelten als Kosmopoliten (LEVI 1967). Pantropisch mit Nordvorkommen im Mittelmeergebiet sind *Latrodectus geometricus*, *Nesticodes rufipes*, *Steatoda erigoniformis* (O. P.-CAMBRIDGE), *Theridion melanostictum* O. P.-CAMBRIDGE, *Theridula gonygaster*.

Fotonachweis: REM-Fotos K. PFALLER, Habitus-Fotos B. KNOFLACH.

Fotos von S. TATZREITER: 8e, f, i, 9a, b, e, g, i, 11f, 15d, f, 16a-f, 18g, 19h, 20a, d-f, 21c, 22d, 23.

## Dank

Unser besonderer Dank gilt Herrn Univ.-Doz. Dr. Konrad THALER (Innsbruck) für Diskussion und sonstige Unterstützung. Herrn Siegfried TATZREITER verdanken wir REM-Fotos (Institut für Botanik, Innsbruck). Für Material danken wir Herrn Antonius VAN HARTEN (Sana'a, Yemen) und Dr. Suresh P. BENJAMIN (Berkeley, Kalifornien). Herr Gerhard ERB und das Rechenzentrum Innsbruck (ZID) unterstützte uns beim Scannen der Abbildungen. B.K. dankt der Österreichischen Akademie der Wissenschaften für finanzielle Unterstützung (APART 10748, Austrian Programme for Advanced Research and Technology).

## Literatur

AGNARSSON I. (2002): Sharing a web – on the relation of sociality and kleptoparasitism in theridiid spiders (Theridiidae, Araneae). — J. Arachnol. **30**: 181–188.

AGNARSSON I. (2004): Morphological phylogeny of cobweb spiders and their relatives (Araneae, Araneoidea, Theridiidae). — Zool. J. Linnean Soc., in Druck.

AVILÉS L. (1997): Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. — In: CHOE J. & B. CRESPI (Eds.): The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids. Cambridge University Press, Cambridge: 476–498.

AVILÉS L., MADDISON W.P., SALAZAR P.A., ESTÉVEZ G, TUFINO P. & G. CANAS (2001): Aranas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. — Revista Chilena de Historia Natural **74**: 619–638.

AVILÉS L. & P. SALAZAR (1999): Notes on the social structure, life cycle, and behavior of *Anelosimus rupununi*. — J. Arachnol. **27**: 497-502.

AVILÉS L. & P. TUFINO (1998): Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. — Amer. Nat. **152**: 403–418.

BAERG W.J. (1945): The black widow and the tarantula. — Transact. Connecticut Acad. Arts Sciences **36**: 99–113.

BENJAMIN S.P. & S. ZSCHOKKE (2002): Untangling the tangle-web: web construction behaviour of the comb-footed spider *Steatoda triangulosa* and comments on phylogenetic implications (Araneae: Theridiidae). — J. Insect Behaviour **15**: 791–809.

BENJAMIN S.P. & S. ZSCHOKKE (2003): Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. — Biol. J. Linnean Soc. **78**: 293- 305.

BERLAND L. (1933a): Contributions à l'étude de la biologie des Arachnides. (3e Mémoire). — Archs. Zool. exp. gén. **76**: 1–23.

BERLAND L. (1933b): Araignées et Pompiles. — Archs. Zool. exp. gén. **75**: 195–210.

BLACKLEDGE T.A., CODDINGTON J.A. & R.G. GILLESPIE (2003): The evolution of three-dimensional spider webs as predator defenses. — Ecology Letters **6** (1): 13–18 [Nur als Abstract eingesehen].

BONNET P. (1935): *Theridion tepidariorum* C.L. KOCH. — Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse **68**: 335–385.

BONNET P. (1955): Bibliographia araneorum **2** (1). — Douladoure, Toulouse: 1–918.

BONNET P. (1956): Bibliographia araneorum **2** (2). — Douladoure, Toulouse: 919–1925.

BONNET P. (1957): Bibliographia araneorum **2** (3). — Toulouse, Douladoure: 1927–3026.

BONNET P. (1958): Bibliographia araneorum **2** (4). — Toulouse, Douladoure: 3027–4230.

BONNET P. (1959): Bibliographia araneorum **2** (5). — Douladoure, Toulouse: 4231–5058.

BOUILLON A. (1957): La fecondité chez l'araignée *Latrodectus geometricus* C.KOCH. — Studia Univ. Lovanium, Faculté des Sciences, Leopoldville **1**:1–22 [Reprint].

BOSMANS R. & J. VAN KEER (1999): The genus *Enoplognatha* PAVESI, 1880 in the Mediterranean region (Araneae: Theridiidae). — Bull. Br. arachnol. Soc. **11**: 209–241.

BRACH V. (1977): *Anelosimus studiosus* (Araneae: Theridiidae) and the evolution of quasisociality in theridiid spiders. — Evolution **31**: 154–161.

BRAUN R. & W. RABELER (1969): Zur Autökologie und Phänologie der Spinnenfauna des nordwestdeutschen Altmoränen-Gebiets. — Abh. senckenberg. naturf. Ges. **522**: 1–89.

BRISTOWE W.S. (1939): The comity of spiders **1**. — Ray Soc., London: 10 + 228, pl. 1–19.

BRISTOWE W.S. (1941): The comity of spiders **2**. — Ray Soc., London: 14 + 229–560, pl. 20–22.

BRISTOWE W.S. (1946): Some notes about the American black widow spider, *Latrodectus mactans* F. — Entomologist's monthly Mag. **82**: 54.

BRISTOWE W.S. (1958): The World of Spiders. — Collins, London, Glasgow: 1–304.

CANGIALOSI K.R. (1990): Life cycle and behaviour of the kleptoparasitic spider, *Argyrodes ululans* (Araneae, Theridiidae). — J. Arachnol. **18**: 347–358.

CARICO J.E. (1978): Predatory behaviour in *Euryopis funebris* (HENTZ) (Araneae: Theridiidae) and the evolutionary significance of web reduction. — Symp. zool. Soc. Lond. **42**: 51–58.

CARREL J.E. (2001): Population dynamics of the red widow spider (Araneae: Theridiidae). — Florida Entomologist **84**: 385–390.

CHRISTENSON T. (1984): Behaviour of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. — Anim. Behav. **32**: 725–734 [Nur als Abstract eingesehen].

CHYZER C. & L. KULCZYNSKI (1894): Araneae Hungariae. Tomus **2** (1). — Ed. Acad. sc. hung., Budapest: 1–151, Tab. 1–5.

CODDINGTON J.A. (1989): Spinneret silk spigot morphology: evidence for the monophyly of orbweaving spiders, Cyrtophorinae (Araneidae) and the group Theridiidae plus Nesticidae. — J. Arachnol. **17**: 71–95.

CODDINGTON J.A. (1990): Ontogeny and homology in the male palpus of orb-weaving spiders and their relatives, with comments on phylogeny (Araneoclada: Araneoidea, Deinopoidea). — Smithsonian Contr. Zool. **496**: 1–52.

CODDINGTON J.A. & H.W. LEVI (1991): Systematics and evolution of spiders (Araneae). — Annu. Rev. Ecol. Syst. **47**: 99–102.

CUTLER B. (1972): Notes on the behaviour of *Coleosoma floridanum* BANKS. — J. Kansas entom. Soc. **45**: 275–281.

DAHL F. (1926): Zur Geschichte der Zoologie. Von ARISTOTELES bis PLINIUS (eine historische Studie). — Sitz.ber. Ges. naturf. Freunde Berlin **1924**: 62–104.

D'AMOUR F.E., BECKER F.E. & W. VAN RIPER W. (1936): The Black Widow Spider. — Quart. Rev. Biol. **11**: 123–160.

EBERHARD W.G. (1981): The single line web of *Phoroncidia studo* LEVI (Araneae, Theridiidae): A prey attractant? — J. Arachnol. **9**: 229–232.

ENGELHARDT V. (1910): Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Copulationsorgane einiger Spinnen. — Z. wiss. Zool. **96**: 32–117, Taf. 2.

FITTON M.G., SHAWN M.R. & A.D. AUSTIN (1987): The Hymenoptera associated with spiders in Europe. — Zool. J. Linnean Soc. **90**: 65–93.

FOELIX R.F. (1992): Biologie der Spinnen. — Thieme, Stuttgart, New York: 1–331.

FORSTER R.R., PLATNICK N.I. & J. CODDINGTON (1990): A proposal and review of the spider family Synotaxidae (Araneae, Araneoidea), with note on theridiid interrelationships. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **193**: 1–116.

FREISLING J. (1941): Zur Kenntnis des Instinktlebens bei *Theridium notatum* L. und *Theridium saxatile* KOCH. — Z. Tierpsychol. **4**: 233–246.

FREISLING J. (1961): Netz und Netzbauinstinkte bei *Theridium saxatile* KOCH. — Z. wiss. Zool. **165**: 396–421.

GILLESPIE R.G. (1989): Diet-induced color change in the Hawaiian Happy-face Spider *Theridion grallator*, (Araneae, Theridiidae). — J. Arachnol. **17**: 171–177.

GRISOLIA C.S., PELUSO F.O., STANCHI N.O. & F. FRANCINI (1992): Epidemiology of *Latrodectus* bites in Buenos Aires province, Argentina. — Rev. Salude publica **26**: 1–5 [Nur als Abstract eingesehen].

GRISWOLD C.E., CODDINGTON J.A., HORMIGA G. & N. SCHARFF (1998): Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). — Zool. J. Linnean Soc. **123**: 1–99.

GWINNER-HANKE H. (1970): Zum Verhalten zweier stridulierender Spinnen *Steatoda bipunctata* LINNÉ und *Teutana grossa* KOCH (Theridiidae, Araneae), unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. — Z. Tierpsychol. **27**: 649–678.

HABERMEHL G. (1994): Gift-Tiere und ihre Waffen. — Springer, New York, Tokyo, Berlin, Heidelberg: 11 + 1–245.

HEIMER S. (1982): Interne Arretierungsmechanismen an den Kopulationsorganen männlicher Spinnen (Arachnida, Araneae). Ein Beitrag zur Phylogenie der Araneoidea. — Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden **45**: 35–64.

HIPPA H. & I. OKSALA (1982): Definition and revision of the *Enoplognatha ovata* (CLERCK) group (Araneae, Theridiidae). — Entomol. Scand. **13**: 213–222.

HIPPA H. & I. OKSALA (1983): Cladogenesis of the *Enoplognatha ovata* group (Araneae, Theridiidae), with description of a new Mediterranean species. — Ann. entom. fenn. **49**: 71–74.

HIRSCHBERG D. (1969): Beiträge zur Biologie, insbesondere zur Brutpflege einiger Theridiiden. — Z. wiss. Zool. **179**: 189–252.

HODGE M. (1984): Antipredator behaviour of *A. tepidariorum* (Theridiidae) towards *Stenolemus lanipes* (Reduviidae): preliminary observations. — J. Arachnol. **12**: 369–370.

HOLM Å. (1938): Beiträge zur Biologie der Theridiidae. — Festschrift E. Strand **5**: 56–67, Taf. 1.

HOLM Å. (1941): Studien über Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. — Zool. Bidrag Uppsala **19**: 1–214, Taf. 1–11.

HORMIGA G., EBERHARD W.G. & J.A. CODDINGTON (1995): Web-construction behaviour in Australian *Phonognatha* and the phylogeny of nephiline and tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). — Austral. J. Zool. **43**: 313–364.

JONES D. (1992): Notes on *Pholcomma gibbum* (WESTRING). — Newsl. Br. arachnol. Soc. **64**: 2–3.

JUBERTHIE-JUPEAU L. & A. LOPEZ (1994): L'appareil „stridulatoire" des *Argyrodes* (Araneae: Theridiidae): un complexe sensoriel presume statorecepteur. — Mém. Biospéologie **21**: 91–96.

KASTON B. (1970): Comparative biology of American black widow spiders. — Transact. San Diego Soc. nat. Hist. **16**: 33–82.

KNOFLACH B. (1991): *Achaearanea tabulata* LEVI, eine für Österreich neue Kugelspinne (Arachnida, Aranei, Theridiidae). — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **78**: 59–64.

KNOFLACH B. (1993a): Das Männchen von *Episinus theridioides* SIMON (Arachnida: Araneae, Theridiidae). — Mitt. schweiz. entom. Ges. **66**: 359–366.

KNOFLACH B. (1993b): Zur Genitalmorphologie, Taxonomie und Biologie mitteleuropäischer Kugelspinnen (Arachnida: Araneae, Theridiidae). — Dipl.-Arb. Univ. Innsbruck: 1–172.

KNOFLACH B. (1994): Zur Genitalmorphologie und Biologie der *Crustulina*-Arten Europas (Arachnida: Araneae, Theridiidae). — Mitt. schweiz. entom. Ges. **67**: 327–346.

KNOFLACH B. (1995): Two remarkable afromontane Theridiidae: *Proboscidula milleri* n. sp. and *Robertus calidus* n. sp. (Arachnida, Araneae). — Revue suisse Zool. **102**: 979–988.

KNOFLACH B. (1996a): *Steatoda incomposita* (DENIS) from southern Europe, a close relative of *Steatoda albomaculata* (DEGEER) (Araneida: Theridiidae). — Bull. Br. arachnol. Soc. **10**: 141–145.

KNOFLACH B. (1996b): Three new species of *Carniella* from Thailand (Araneae, Theridiidae). — Revue suisse Zool. **103**: 567–579.

KNOFLACH B. (1996c): Die Arten der *Steatoda phalerata*-Gruppe in Europa (Arachnida: Araneae, Theridiidae). — Mitt. schweiz. entom. Ges. **69**: 377–404.

KNOFLACH B. (1999): The comb-footed spider genera *Neottiura* and *Coleosoma* in Europe (Araneae, Theridiidae). — Mitt. schweiz. entom. Ges. **72**: 341–371.

KNOFLACH B. (2002a): Copulation and emasculation in *Echinotheridion gibberosum* (KULCZYNSKI, 1899) (Araneae, Theridiidae). — Proc. 19th Europ. Coll. Arachnol. (Aarhus 2000): 139–144.

KNOFLACH B. (2002b): Zum Fortpflanzungsverhalten der Kugelspinnen. Gefährlicher Sex. — Biol. uns. Zeit **3**: 166–173.

KNOFLACH B. & S.P. BENJAMIN (2003): Mating without sexual cannibalism in *Tidarren sisyphoides* (Araneae, Theridiidae). — J. Arachnol. **31**: 445–448.

KNOFLACH B. & F. BERTRANDI (1993): Spinnen (Araneida) aus Klopffängen an *Juniperus* und *Pinus* in Nordtirol. — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **80**: 295–302.

KNOFLACH B. & A. VAN HARTEN (2000): Palpal loss, single palp copulation and obligatory mate consumption in *Tidarren cuneolatum* (TULLGREN, 1910) (Araneae, Theridiidae). — J. nat. Hist. **34**: 1639–1659.

KNOFLACH B. & A. VAN HARTEN (2001a): *Tidarren argo* n. sp. (Araneae, Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. — J. Zool. **254**: 449–459.

KNOFLACH B. & A. VAN HARTEN (2001b): The genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae) from mainland Yemen, the Socotra Archipelago and adjacent countries. — Fauna of Arabia **19**: 321–361.

KNOFLACH B. & K. THALER (1998): Kugelspinnen und verwandte Familien von Österreich: Ökofaunistische Übersicht (Araneae: Theridiidae, Anapidae, Mysmenidae, Nesticidae). — Stapfia **55**: 667–712.

KNOFLACH B. & K. THALER (2000): Notes on Mediterranean Theridiidae (Araneae) - I. — Mem. Soc. entom. it. **78**: 411–442.

KOBERT R. (1901): Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen. — F. Enke, Stuttgart: 8 + 1–191.

KÖNIG R. (1987): Die Schwarze Witwe (*Latrodectus mactans hasselti* THORELL) als Fressfeind von Reptilien in Australien. — Herpetofauna **9** (48): 6–8.

KOOMEN P. & T.M.J. PEETERS (1993a): New prey records for spider hunting wasps (Hymenoptera: Pompilidae) from the Netherlands. — Mem. Queensland Mus. **33**: 571–574.

KOOMEN P. & T.M.J. PEETERS (1993b): Prey records for spider hunting wasps (Hymenoptera: Pompilidae) from the Netherlands: period 1992–1993. — Boll. Acc. Gioenia Sci. nat. **26**: 215–220.

KRASNONOS L.N., KOVALENKO A.F., UKOLOV I.P. & N.E. ERGASHEV (1989). Cases of mass biting by *Latrodectus tredecimguttatus* in Uzbekistan (USSR). — Med parazitol parazit Bolezni **1989** (4): 39–42 [Nur als Abstract eingesehen].

KROPF C. (1990): *Comaroma* is an anapid spider (Arachnida, Araneae, Anapidae). — Abh. naturwiss. Ver. Hamburg NF **31/32**: 185–203.

KULCZYNSKI L. (1905): Fragmenta Arachnologica 1, III. De organo stridendi nonnullorum Theridiidarum. — Bull. int. Acad. Sc. Cracovie **1904**: 559–564.

KULLMANN E. (1959): Beobachtungen und Betrachtungen zum Verhalten der Theridiide *Conopistha argyrodes* WALCKENAER (Araneae). — Mitt. zool. Mus. Berlin **35**: 275–292, Abb. 1–8.

KULLMANN E. (1960): Über parasitäres Verhalten der Spinne *Theridium tepidariorum* C.L. KOCH. — Verh. dt. zool. Ges. (Münster 1959): 332–342.

KULLMANN E. (1968): Soziale Phaenomene bei Spinnen. — Insectes Sociaux **15**: 289–297.

KULLMANN E. (1972): Evolution of social behaviour in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). — Am. Zoologist **12**: 419–426.

KULLMANN E. (1974): *Theridion impressum* (Theridiidae): Brutfürsorge und periodisch-soziales Verhalten. — Encyclopedia cinematographica (Göttingen) E **1864** (1973): 1–9.

LANDES D.A., OBIN M.S., CADY A.B. & J.H. HUNT (1987): Seasonal and latitudinal variation in spider prey of the mud dauber *Chalybion californicum* (Hymenoptera, Sphecidae). — J. Arachnol. **15**: 249–256.

LEVI H.W. (1967): Cosmopolitan and pantropical species of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae). — Pacific Insects **9**: 175–186.

LEVI H.W. (1980): Two new spiders of the genera *Theridion* and *Achaearanea* from North America (Araneae: Theridiidae). — Trans. amer. micros. Soc. **99**: 334–337.

LEVI H.W. & L.R. LEVI (1962): The genera of the spider family Theridiidae. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College **127**: 1–71, Figs. 1–334.

LEVY G. (1998): Fauna Palaestina. Arachnida III. Araneae: Theridiidae. — The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem: 1–227.

LEVY R. (1916): Contribution a l'étude des toxines chez les araignées. — Ann. Sc. nat., Zool. **10**: 1–239.

LOCKET G.H. & J. LUCZAK (1974): *Achaearanea simulans* (THORELL) and its relationship to *Achaearanea tepidariorum* (C.L. KOCH) (Araneae, Theridiidae). — Bull. entom. Pologne **44**: 267–285.

LOCKET G.H. & A.F. MILLIDGE (1953): British Spiders, Vol. 2. — Ray Soc., London **137**: 7 + 1–449.

LOPEZ A. (1977): *Contribution à l'étude des caractères sexuels somatiques chez les males des Araneides.* — Université de Montpellier, Travaux Laboratoire de Zoologie **2**: 1– 117, 14 pl.

LOPEZ A. & M. EMERIT (1988): New data on the epigastric apparatus of male spiders. — Bull. Br. arachnol. Soc. **7**: 220–224

LOTZ L.N. (1994): Revision of the genus *Latrodectus* (Araneae: Theridiidae) in Africa. — Navorsinge Nas. Museum Bloemfontein **10** (1): 1–60.

LUBIN Y.D. & M.H. ROBINSON (1982): Dispersal by swarming in a social spider. — Science (Wash. D.C.) **216**: 319–321.

MARETIC Z. (1965): *Latrodectus* und Latrodectismus. — Natur Museum **95**: 124–132.

MARETIC Z. & D. LEBEZ D. (1979): Araneism, with Special Reference to Europe. — Nolit Publ. House, Belgrade: 1–255.

MARETIC Z., LEVI H.W. & L.R. LEVI (1964): The theridiid spider *Steatoda paykulliana*, poisonous to mammals. — Toxicon **2**: 149–154.

MARPLES B.J. (1955): A new type of web spun by spiders of the genus *Ulesanis* with the description of two new species. — Proc. Zool. Soc. London **125**: 751–760.

MARPLES B.J. (1967): The spinnerets and epiandrous glands of spiders — J. Linnean Soc. London **46**: 209–222, 1 pl.

MAYR E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Parey, Hamburg, Berlin: 1–370.

MCCRONE J.D. & H.W. LEVI (1964): North American widow spiders of the *Latrodectus curacaviensis* group (Araneae: Theridiidae). — Psyche **71**: 12–27.

MELIC A. (2000): El género *Latrodectus* WALCKENAER, 1805 en la península Ibérica (Araneae, Theridiidae). — Rev. Iber. Aracnol. **1**: 13–30.

MENGE A. (1868): Preußische Spinnen. — Schr. naturf. Ges. Danzig (NF) **2**: 153–218.

MERRETT P. & J.J. ROWE (1961): A New Zealand spider, *Achaearanea veruculata* (URQUHART), established in Scilly, and new records of other species. — Ann. Mag. Nat. Hist. (13) **4**: 89–96.

MIKHAILOV K.G. (1997): Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). — Arch. zool. Mus. Moscow State Univ. **37**: 1–416.

MILLER F. (1971): Rád Pavouci – Araneida. — In: DANIEL M. & V. CERNY (Eds.): Klic Zvireny CSSR **4**, Academia, Praha: 51–306.

MORITZ M., LEVI H.W. & R. PFÜLLER (1988): *Achaearanea tabulata*, eine für Europa neue Kugelspinne (Araneae, Theridiidae). — Dtsch. ent. Z. NF **36**: 361–367.

MUELLER G.J. (1993): Black and brown widow spider bites in South Africa: A series of 45 cases. — S. African med. J. **83**: 399–405 [Nur als Abstract eingesehen].

NÄHRIG D. (1991): Zur Phänologie und Ökologie der *Enoplognatha ovata*-Gruppe (Araneae: Theridiidae). — Carolinea **49**: 131–133.

NENTWIG W. (1985): Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **17**: 79–85.

NENTWIG W., HÄNGGI A., KROPF C. & T. BLICK (2003): Spinnen Mitteleuropas, Bestimmungsschlüssel. — http://www.araneae.unibe.ch.

NIELSEN E. (1931): The biology of spiders, 1. — Levin & Munksgaard, Kopenhagen: 1–248, Taf. 1–32.

NIELSEN E. (1932): The biology of spiders, 2. — Levin & Munksgaard, Kopenhagen: 1–723, Taf. 1–5.

NØRGAARD E. (1956): Environment and behaviour of *Theridion saxatile*. — Oikos **7**: 159–192.

NYFFELER M. & G. BENZ (1980): Kleptoparasitismus von juvenilen Kreuzspinnen und Skorpionsfliegen in den Netzen adulter Spinnen. — Revue suisse Zool. **87**: 907–918.

NYFFELER M. & G. BENZ (1988): Prey analysis of the spider *Achaearanea riparia* (BLACKW.) (Araneae, Theridiidae), a generalist predator in winter wheat fields. — J. appl. Entomol. **106**: 425–431.

OEHLKE J. (1970): Beiträge zur Insekten-Fauna der DDR: Hymenoptera – Sphecidae. — Beitr. Ent. **20**: 615–812.

OEHLKE J. & H. WOLF (1987): Beiträge zur Insekten-Fauna der DDR: Hymenoptera – Pompilidae. — Beitr. Ent. **37**: 279–390.

ONO H. (1995): Records of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae) from Japan. — Acta arachnologica **44**: 167–170.

OXFORD G.S. (1976): The colour polymorphism in *Enoplognatha ovatum* (CLERCK) (Araneae: Theridiidae) – temporal stability and spatial variability. — Heredity **36**: 369–381.

OXFORD G.S. (1985a): Geographical distribution of phenotypes regulating pigmentation in the spider *Enoplognatha ovata* (CLERCK) (Araneae: Theridiidae). — Heredity **55**: 37–45.

OXFORD G.S. (1985b): A countrywide survey of colour morph frequencies in the spider *Enoplognatha ovata* (CLERCK) (Araneae: Theridiidae): evidence for natural selection. — Biol. J. Linnean Soc. **24**: 103–142.

OXFORD G.S. (1991): Visible morph-frequency variation in allopatric and sympatric populations of two species of *Enoplognatha* (Araneae: Theridiidae). — Heredity **67**: 317–324.

OXFORD G.S. (1992): *Enoplognatha ovata* and *E latimana*: A comparison of their phenologies and genetics in Norfolk populations. — Bull. Br. arachnol. Soc. **9**: 13–18.

OXFORD G.S. (1998): Guanine as a colorant in spiders: development, genetics, phylogenetics and ecology. — Proc. 17th Europ. Coll. Arachnol. (Edinburgh 1997): 121–131.

OXFORD G.S.& R.G. GILLESPIE (2001): Portraits of Evolution: Studies of coloration in Hawaiian spiders. — BioScience **51** (7): 521–528.

OXFORD G.S. & M.W. SHAW (1986): Long-term variation in colour morph frequencies in the spider *Enoplognatha ovata* (CLERCK) (Araneae: Theridiidae): natural selection, migration and intermittent drift. — Biol. J. Linnean Soc. **27**: 225–249.

PALMGREN P. (1974): Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens 5. Theridiidae und Nesticidae. — Fauna Fennica **26**: 1–54.

PETROV B.P. & S. LAZAROV (2000): *Steatoda triangulosa* (WALCKENAER, 1802) feeding on a European Blind Snake. — Newsl. Br. arachnol. Soc. **88**: 9–10.

PLATNICK N. (2003): The world spider catalog. Version 4.0. — Amer. Mus. Nat. History, http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html

PORTER S.D. & D.A. EASTMOND (1981): *Euryopis coki* (Theridiidae), a spider that preys on *Pogonomyrmex* ants. — J. Arachnol. **10**: 275–277.

RICHARDS O.W. & A.H. HAMM (1939): The biology of the British Pompilidae (Hymenoptera). — Trans. Soc. Br. Entomol. **6** (4): 51–114.

ROBERTS M.J. (1985): The Spiders of Great Britain and Ireland, Vol. 1. — Harley Books, Martins: 1–229.

ROBERTS M.J. (1995): Spiders of Britain & Northern Europe. Collins Field Guide. — Harper Collins Publ., Bath: 1–383.

SAARISTO M. I. (1978): Spiders (Arachnida, Araneae) from the Seychelle Islands with notes on taxonomy. — Ann. zool. Fennici **15**: 99–126.

SCHLINGER E. I. (1987): The biology of Acroceridae (Diptera): true endoparasitoids of spiders. — In: NENTWIG W. (Ed.).: Ecophysiology of Spiders. Springer, Berlin ... Tokyo: 319–327.

SCHLJACHTENOK A.S. (1996): Über die Beutespinnen (Aranei) einiger Wegwespen (Hym., Pompilidae). — Entom. Nachr. Berichte **40**: 169–172.

SCHWAMMER H. (1988): Beitrag zur Biologie von *Latrodectus mactans tredecimguttatus*, der Schwarzen Witwe, und ihr Massenauftreten auf der Insel Krk, Kvarner (YU). — Entomofauna (Linz) **9**: 233–239.

SCHWAMMER H. & D. BAUBRECHT (1988): Der Karstläufer, *Podarcis melisellensis fiumana* (WERNER, 1891) als Beute der Europäischen Schwarzen Witwe, *Latrodectus mactans tredecimguttatus* (ROSSI, 1790). — Herpetozoa **1**: 73–76.

SIMON E. (1881): Les Arachnides de France 5 (1). — Roret, Paris: 1–179.

SIMON E. (1894): Histoire naturelle des Araignées. 2me éd. 1 (3). — Roret, Paris: 489–760.

SNAZELL R. & D. JONES (1993): The theridiid spider *Steatoda nobilis* (THORELL, 1875) in Britain. — Bull. Br. arachnol. Soc. **9**: 164–167.

STARCK J.M. (1985): Stridulationsapparate einiger Spinnen. Morphologie und evolutionsbiologische Aspekte. — Z. zool. Syst. Evolutionsforschung **23**: 115–135.

SUTHERLAND S.K. & J.C. TRINCA (1978): Survey of 2144 cases of red-back spider bites. Australia and New Zealand, 1963–1976. — Med. J. Australia **2**: 620–623 [Nur als Abstract eingesehen].

SZLEP R. (1965): The web-spinning process and web-structure of *Latrodectus tredecimguttatus*, *L. pallidus* and *L. revivensis*. — Proc. Zool. Soc. London **145**: 75–89, pl. 1–15.

THALER-KNOFLACH B. (1997): Zur Taxonomie und Sexualbiologie von Kugelspinnen (Arachnida: Araneae, Theridiidae). — Diss. Univ. Innsbruck: 1–350.

THALER K. & B. KNOFLACH (1995): Adventive Spinnentiere in Österreich – mit Ausblicken auf die Nachbarländer (Arachnida ohne Acari). — Stapfia **37**: 55–76.

THALER K. & K.H. STEINBERGER (1988): Zwei neue Zwerg-Kugelspinnen aus Österreich (Arachnida: Aranei, Theridiidae). — Revue suisse Zool. **95**: 997–1004.

TOFT S. (1978): The life-history of *Achaearanea lunata* (CL.) in Denmark, with a note on *Theridion varians* HAHN (Araneae, Theridiidae). — Bull. Br. arachnol. Soc. **4**: 197–203.

TULLGREN A. (1949): Bidrag till kännedomen om den svenska spindelfaunan. III. — Entom. Tidskr. **70**: 33–64.

UETZ G.W. & G.E. STRATTON (1982): Acoustic communication and reproductive isolation in spiders. — In: WITT N. & J.S. ROVNER (Eds.): Spider Communication, Mechanisms and Ecological

Significance. Princeton University Press, Princeton, New Jersey: 123–159.

VALERIO C.E. (1976): Egg production and frequency of oviposition in *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae). — Bull. Br. arachnol. Soc. **3**: 194–198.

VELLARD J. (1936): Le Venin des Araignées. — Paris, Masson: 1–311.

VETTER R.S. (1980): Defensive behaviour of the black widow spider *Latrodectus hesperus* (Araneae: Theridiidae). — Behav. Ecol. Sociobiol. **7**: 187–193 [Nur als Abstract eingesehen].

VOLLRATH F. (1982): Colony foundation in a social spider. — Z. Tierpsychol. **60**: 313–324.

VOLLRATH F. (1983): Prey capture and feeding in the social spider *Anelosimus eximius*. — Z. Tierpsychol. **61**: 334–340.

VOLLRATH F. (1986): Environment, reproduction and the sex ratio of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). — J. Arachnol. **14**: 267–281.

WARRELL D.A., SHAHEEN J., HILLYARD P.D. & D. JONES (1991): Neurotoxic envenoming by an immigrant spider (*Steatoda nobilis*) in southern England. — Toxicon **29**: 1263–1265 [Nur als Abstract eingesehen].

WHITEHOUSE M.E.A. (1987): "Spider eat spider": The predatory behaviour of *Rhomphaea* sp. from New Zealand. — J. Arachnol. **15**: 355–362.

WHITEHOUSE M., AGNARSSON I., MIYASHITA T., SMITH D., CANGIALOSI K., MASUMOTO T., LI D. & Y. HENAUT (2002): *Argyrodes*: Phylogeny, sociality and interspecific interactions - a report on the *Argyrodes* symposium, Badplaas 2001. — J. Arachnol. **30**: 238–245.

WIEHLE H. (1937): Spinnentiere oder Arachnoidea, VIII. 26. Familie, Theridiidae oder Haubennetzspinnen (Kugelspinnen). — Tierwelt Deutschlands **33**: 119–222.

WIEHLE H. (1960): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna. — Zool. Jb. Syst. **88**: 5–64.

WIEHLE H. (1961): Der Embolus des männlichen Spinnentasters. — Verh. Dt. zool. Ges. (Bonn) **1960**: 457–480.

WUNDERLICH J. (1987): Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras. — Taxonomy & Ecol., Triops-Verlag, Langen **1**: 1–435.

WUNDERLICH J. (1991): Die Spinnen-Fauna der makaronesischen Inseln. — Beitr. Araneologie (Straubenhardt) **1**: 1–619.

WUNDERLICH J. (1995a): Zur Kenntnis der Endemiten, zur Evolution und zur Biogeographie der Spinnen Korsikas und Sardiniens, mit Neubeschreibungen (Arachnida: Araneae). — Beitr. Araneologie. **4** (1994): 353–383.

WUNDERLICH J. (1995b): Südostasiatische Arten der Gattung *Carniella* THALER & STEINBERGER 1988, mit zwei Neubeschreibungen (Arachnida: Araneae: Theridiidae). — Beitr. Araneologie **4** (1994): 553–558.

WUNDERLICH J. (1995c): Revision und Neubeschreibung einiger Gattungen der Familie Theridiidae aus der Nearktis und Neotropis (Arachnida: Araneae). — Beitr. Araneologie **4** (1994): 609–615.

WUNDERLICH J. (1995d): *Sardinidion perplexum* n. gen. n. sp., eine bisher unbekannte Spinnenart von Sardinien (Arachnida: Araneae: Theridiidae). — Beitr. Araneologie **4** (1994): 687–690.

WUNDERLICH J. (1995e): Beschreibung von drei bisher unbekannten west-paläarktischen Arten der Gattung *Theridion* WALCKENAER 1805 (Arachnida: Araneae: Theridiidae). — Beitr. Araneologie **4** (1994): 691–695.

WUNDERLICH J. (1995f): Zur Kenntnis mediterraner Arten der Gattung *Enoplognatha* PAVESI 1880, mit einer Neubeschreibung (Arachnida: Araneae: Theridiidae). — Beitr. Araneologie **4** (1994): 703–713.

YOSHIDA H. (2001): A revision of the Japanese genera and species of the subfamily Theridiinae (Araneae: Theridiidae). — Acta arachnologica **50**: 157–181.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Barbara KNOFLACH
Institut für Zoologie und Limnologie
Universität Innsbruck
Technikerstr. 25
A-6020 Innsbruck, Austria
E-Mail: konrad.thaler@uibk.ac.at

Dr. Kristian PFALLER
Institut für Anatomie, Histologie und Embryologie
Abteilung für Histologie und Molekulare Zellbiologie
Universität Innsbruck
Müllerstr. 59
A-6020 Insbruck, Austria
E-Mail: kristian.pfaller@uibk.ac.at